ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 79

1

ЯНВАРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1994

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 79

№ 1—12

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
1994

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), М. Ф. Данилова, Т. В. Егорова, С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, Л. И. Малышев, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, С. С. Харкевич, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*), M. F. Danilova, T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алматы), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург), Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон), Р. В. Камелин (С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), В. Н. Тихомиров (Москва), Х. Х. Трасс (Тарту), Б. А. Юрцев (С.-Петербург)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andrejev (Moscow), I. O. Baytulin (Almaty), L. Yu. Budantzev (St. Petersburg), E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London), R. V. Kamelin (St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), G. Sh. Nakhutzrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), V. N. Tikhomirov (Moscow), H. H. Trass (Tartu), B. A. Yurtzev (St. Petersburg)

Ответственный редактор номера К. Л. Виноградова

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *Н. А. Кругликова*
Корректоры *Г. Д. Адейкина* и *А. Х. Салтанаева*

Изготовление оригинал-макета ГП «Слово»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел. 812 (213-35-59)

Компьютерная верстка *Г. В. Лебедевой*

Сдано в набор 12.10.93. Подписано к печати 24.01.94. Формат $70\times100^{1}/_{16}$.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.35.
Усл. кр.-отт. 12.67. Уч.-изд. л. 14.20. Тираж 1297. Тип. зак. 409. С 666.

Санкт-Петербургская издательская фирма ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

© Издательство «Наука»
Ботанический журнал, 1994 г.

УДК 581.55
© 1994

К. А. Куркин

КРИТЕРИИ, ФАКТОРЫ, ТИПЫ И МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ ФИТОЦЕНОЗОВ

K. A. KURKIN. THE CRITERIA, FACTORS, TYPES AND MECHANISMS OF PHYTOCOENOSE RESISTANCE

Устойчивость фитоценозов сводится к сохранению (или демутации) ими исходного флористического состава и режима замкнутости. Рассмотрены два аспекта устойчивости фитоценозов — внутренний (экосистемный) и внешний (по отношению к экзогенным факторам). Внутренняя устойчивость фитоценозов — их устойчивость к собственной средопреобразующей деятельности. По реакции на экзогенные флуктуации экотопических режимов фитоценозы разделяются на стабильно устойчивые, лабильно устойчивые и неустойчивые. Дестабилизирующие воздействия антропогенных факторов разделяются на однократные (катастрофические) и систематические (трансформирующие). Устойчивость фитоценозов к первым выражается в демутации, а ко вторым — в относительной стабильности.

Проблема устойчивости экосистем является центральной и для экологов, и для фитоценологов (Свирежев, Логофет, 1978; Василевич, 1983; Мирцхулава, 1992, и др.). Несмотря на фундаментальность этой проблемы, четкости в ее понимании и определении нет. Об этом свидетельствует обилие синонимов термина «устойчивость» и нюансов в его интерпретации: «стабильность»[1] (устойчивость по Лагранжу), «надежность», «помехоустойчивость», «живучесть» (устойчивость по Флейшману), «упругость» (устойчивость по Холлингу), устойчивость по Ляпунову, «сопротивляемость», «толерантность», «резистентность», «инерционность» и др. (Флейшман, 1982; Мовчан, 1983, 1988; Розенберг, 1986; Титлянова, 1990; Мирцхулава, 1992, и др.). Столь большое разнообразие в интерпретации устойчивости экосистем связано как с объективными, так и с субъективными обстоятельствами. Объективным является реальное многообразие типов и механизмов устойчивости. Субъективная сторона неопределенности обусловлена тем, что различные авторы для исследования устойчивости экосистем использовали различные модели, позаимствованные из других отраслей знания (например, «упругость» — из физики твердого тела, «помехоустойчивость» — из радиотехники и кибернетики). При этом сначала дедуктивно конструировалась та или иная модель устойчивости, а затем под нее «подгонялось» поведение реальных объектов. Между тем целесообразна обратная последовательность: следует сначала рассмотреть реальные закономерности и механизмы устойчивости реальных объектов и лишь затем подбирать или заново конструировать адекватные им модели. Начинать анализ следует с критериев, позволяющих отличать устойчивые объекты от неустойчивых.

---

[1] Нередко термин «стабильность» понимают более широко, нежели термин «устойчивость». С этим согласиться нельзя уже потому, что антитезой «стабильности» является «лабильность», тогда как антитезой «устойчивости» — «неустойчивость».

Критерии устойчивости фитоценозов

В фитоценологии первоначально рассматривались лишь один тип устойчивости — климаксовый — и соответственно лишь один критерий устойчивости — время существования (Шенников, 1964, и др.). Позднее стали различать сопротивляемость тотально устойчивых фитоценозов, способных при воздействиях извне сохранять свои параметры без существенных изменений, и упругость терминально устойчивых фитоценозов, способных восстанавливаться после нарушения или даже полного уничтожения (Василевич, 1983; Шарашова, 1989; Титлянова, 1990, и др.). Такая расширенная трактовка устойчивости фитоценозов логична, ибо исчезновение, например, векового леса в результате вырубки отнюдь не свидетельствует о его неустойчивости, а его восстановление после вырубки доказывает его устойчивость.

В качестве основного критерия устойчивости фитоценозов обычно принимается сохранение ими исходного состава (прежде всего флористического). Исходя из этого критерия и строятся математические модели устойчивости, например модель устойчивости по Ляпунову. Однако сведение устойчивости фитоценоза как целого только к устойчивости слагающих его видов является хотя и правильным, но недостаточным, поскольку любая система как целое не сводится к сумме слагающих ее элементов, а включает в себя также интегральную системообразующую связь, возникающую в результате взаимодействия этих элементов (Блауберг и др., 1970). Такой системообразующей связью в фитоценозах является режим их замкнутости (Куркин, 1966, 1973, 1976, 1984, 1986, 1989; Василевич, 1983; Куркин и др., 1986). Именно этот аспект устойчивости фитоценозов отсутствует в математических моделях устойчивости, чем и определяется их неадекватность применительно к устойчивости фитоценозов (Василевич, 1983).[2]

Факторы устойчивости фитоценозов

Первоначально в качестве ведущего фактора устойчивости экосистем рассматривалось их видовое разнообразие: чем оно выше, тем выше устойчивость. Однако реальные факты явно не укладываются в эту схему. Так, одновидовые фитоценозы Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Stend. s. l. более устойчивы, чем полидоминантные луговые (Василевич, 1983). В темнохвойном лесу относительно низкое видовое разнообразие сочетается с высокой устойчивостью. После вырубки леса видовое разнообразие возрастает за счет внедрения чуждых исходному фитоценозу видов, формирующих крайне неустойчивые сообщества, быстро сменяющие друг друга в ходе сукцессий, ведущих к демутации маловидового темнохвойного леса, по составу близкого к исходному.

Устойчивость фитоценозов в значительной степени определяется режимом экотопов (Быков, 1957; Шенников, 1964; Василевич, 1983, и др.). Все природные фитоценозы в той или иной мере адаптированы: «пригнаны» к режимам своих экотопов. В этом один из «секретов» их большей устойчивости по сравнению с фитоценозами, создаваемыми человеком (Горчаковский, Абрамчук, 1988; Шарашова, 1989). Однако степень экотопической устойчивости природных фитоценозов различна. Эти различия Василевич (1983) связывает со степенью соответствия режима экотопа экологической амплитуде включенных в фитоценоз видов (уточним: не всех видов, а только тех, которые способны формировать конкурентно замкнутые фитоценозы, т. е. виолентов, а не эксплерентов). Если же в условиях данного экотопа аутэкологически устойчивы лишь ценотически неустойчивые эксплеренты, то в этих условиях формируются неустойчивые фитоценозы. Примером могут служить экотопы, переходные от среднепоемных к долгопоемным (по нашей терминологии — «удлиненно среднепоемные»). В условиях этих экотопов неустойчивы как эдификаторы среднепоемных лугов (тимофеевка луговая *Phleum pratense* L., овсяница луговая *Festuca pratensis* L., кострец безостый *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub), выпадающие в годы затяжных паводков, так и эдификаторы долгопоемных лугов (канареечник *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, крупные осоки), изреживающиеся в маловодные засушливые годы. Поэтому к данным экотопам приурочены неустойчивые фитоценозы с доминированием таких ценотически слабых видов, как лютик ползучий *Ranunculus repens* L. и мятлик болотный *Poa palustris* L. В годы с малыми паводками они в той или иной мере вытесняются конкурентно более мощными эдификаторами среднепоемных лугов, а в годы с затяжными паводками и обилием осадков — эдификаторами долгопоемных лугов.

---

[2] В монографии В. И. Василевича (1983) дан весьма глубокий и обстоятельный критический обзор зарубежной литературы по всем основным аспектам проблемы устойчивости фитоценозов. Это позволяет мне сконцентрироваться на обосновании и изложении собственной концепции устойчивости фитоценозов. Последующие неоднократные ссылки на монографию Василевича (1983) являются ссылками не только на выдвигаемые им собственные положения, но и на его оценки положений целого ряда зарубежных авторов.

Важным фактором устойчивости фитоценозов является режим замкнутости. Его роль сводится к элиминации чуждых фитоценозу (и экотопу) видов, к предотвращению инвазий в него этих видов (Куркин, 1966, 1973, 1976; Василевич, 1983). Говоря о замкнутости фитоценозов, обычно имеют в виду лишь конкурентную замкнутость, создаваемую самим фитоценозом. В лесных фитоценозах режим замкнутости в основном ценотичен. Однако на лугах конкурентно-ценотический режим замкнутости уже явно дополняется экотопическим (Куркин, 1989).

В аридной зоне устойчивость пустынных фитоценозов определяется устойчивостью не эдификаторов-виолентов, которых здесь по сути дела нет, а патиентов, адаптированных к экстремальному дефициту влаги. Среди этих патиентов преобладают два типа — поверхностно укореняющиеся омброфиты-эфемероиды и глубокостержнекорневые фреатофиты. Первые используют для вегетации периоды (сезоны) выпадения осадков, а в засушливые периоды переходят в состояние летнего покоя. Фреатофиты, наоборот, используя влагу грунтовых вод, продолжают вегетацию и в засушливые периоды. Замкнутость, поддерживающая устойчивость пустынных фитоценозов, несомненно, экотопически обусловлена. И все же при заповедном режиме в пустынных фитоценозах, приближающихся к климаксовым, конкурентно-ценотическая составляющая режима замкнутости проявляется весьма четко. Но если в лесных фитоценозах ценотическая замкнутость определяется прежде всего конкуренцией за свет, а в луговых — за элементы минерального питания, то в пустынных — почти исключительно конкуренцией за влагу. При этом в заповедных фитоценозах (в Центральных Каракумах), приближающихся к климаксовым, конкурентные преимущества имеют такие предельные омброфиты, как *Carex physodes* Bieb., пустынные лишайники и пустынный мох *Tortula desertorum* Broth., которые при выпадении осадков весьма полно их перехватывают, а в длительные периоды отсутствия осадков пребывают в состоянии покоя (*Carex*) или анабиоза (лишайники и мхи) (Нечаева, 1979).

Поскольку в лесных и луговых фитоценозах конкурентная замкнутость создается в основном эдификаторами (в моноэдификаторных ценозах) или эдификаторными синузиями (в синэдификаторных и переменно-эдификаторных ценозах), постольку и устойчивость этих фитоценозов в основном зависит от устойчивости эдификаторов или эдификаторных синузий (Куркин, 1976).

Эдификатор (или эдификаторная синузия) опосредованно (через режим своего средопреобразующего действия) в той или иной мере предопределяет флористический состав фитоценоза. Если при изменении экологических условий эдификатор (или эдификаторная синузия) не погибает, а лишь переходит в угнетенное состояние, то в основном сохраняются и сопутствующие ему виды, поскольку сохраняется режим ценотической замкнутости, препятствующий инвазиям в фитоценозы тех видов, для которых изменившийся экотопический режим более благоприятен и которые в случае своей массовой инвазии могли бы конкурентно вытеснить и угнетенный эдификатор, и его угнетенных спутников. Такого рода «консервативную» устойчивость Василевич (1983) именует «инерцией». Примером ее могут служить широко распространенные в Барабинской лесостепи кочкарники осоки дернистой *Carex cespitosa* L. После осушения кочки ее не погибают, а лишь переходят в вегетирующее состояние и прекращают рост в высоту (Куркин, 1954). Сохраняется и создаваемый ими режим корневой замкнутости. Благодаря этому инвазии в подобные «законсервированные» кочкарники чуждых им видов почти не происходит в течение десятков лет (Куркин, 1954, 1957).

Василевич (1983) считает наиболее устойчивыми те фитоценозы, которые своим средопреобразующим воздействием стабилизируют режим экотопа и таким образом противостоят неблагоприятным изменениям окружающей среды. Подобные фитоценозы нами именуются «биогенно автономными» (Куркин, 1976). В Барабинской лесостепи к ним следует отнести западинные березовые колки и выпуклые верховые торфяники (рямы), создаваемые *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr.

Западинные березовые колки окружены луговыми, в той или иной мере засоленными пространствами. Сдуваемый зимой с этих пространств снег аккумулируется в колках и при весеннем снеготаянии образует под ними и по их периферии «пресную подушку», обеспечивающую стабильный и благоприятный для них водно-солевой режим (Базилевич, 1947, 1949; Покрасс, Базилевич, 1954). Благодаря автономности водно-солевого режима березовые колки сохраняются даже при прогрессирующем засолении окружающих пространств (в ходе геохимической эволюции ландшафтов), переходя на положение геохимически реликтовых (Куркин, 1970, 1976).

Выпуклые верховые сфагновые торфяники Барабы (рямы) имеют чисто атмосферный тип водного питания. Внутренний сток от выпуклой центральной части ряма к его периферии создает вокруг него сильно обводненную и опресненную зону (так называемый лагг), которая «изолирует» рям от засоления со стороны окружающих пространств. Многометровые толщи однотипного фускум-торфа этих рямов свидетельствуют об их многовековом стабильном существовании, а нередкое окружение сильно засоленными лугами и даже солончаками — о геохимической реликтовости (Куркин, 1976).

Из вышеизложенного следует, что устойчивость фитоценозов необходимо рассматривать во взаимосвязи с экотопами: в одних случаях режимы экотопов прямо определяют степень устойчивости фитоценозов, а в других, наоборот, фитоценозы своей средопреобразующей деятельностью стабилизируют и автономизируют режим своих экотопов. Поэтому устойчивость фитоценозов следует рассматривать в рамках экосистем (биогеоценозов). В этом плане целесообразно различать два аспекта устойчивости фитоценозов — внутренний (экосистемный) и внешний (по отношению к экзогенным воздействиям).

Механизмы экосистемной устойчивости фитоценозов

Экосистемная устойчивость фитоценозов — степень их «самоадаптации» (Куркин, 1973, 1976), т. е. степень их приспособленности к той фитосреде, которую они сами себе создают в процессе своей жизнедеятельности. При этом решающими факторами являются, во-первых, способность доминантов фитоценоза возобновляться под собственным пологом и таким образом обеспечивать непрерывность потока поколений, а во-вторых, отсутствие изменений фитоценозом среды в неблагоприятном для себя направлении или наличие в фитоценозе механизмов нейтрализации таких изменений.

К экосистемно устойчивым фитоценозам, которые могут сохраняться неопределенно долго, относят прежде всего климаксовые, т. е. коренную зональную растительность плакоров: темнохвойную тайгу, хвойно-широколиственный лес, ковыльную степь, влажный тропический лес и т. п. Каковы же механизмы их экосистемной устойчивости?

Большинство темнохвойных и широколиственных пород неспособно эффективно возобновляться под собственным пологом. Поэтому возобновление их, как правило, приурочено к «окнам», образующимся на месте вывала старых деревьев. Однако в этих окнах сначала возобновляются не коренные породы, а временные (мелколиственные), и лишь под пологом последних идет возобновление коренных пород. Именно эти локальные смены пород и являются одним из механизмов стабильности климаксовых лесов в целом (Василевич, 1983; Смирнова и др., 1990; Георгиевский, 1992, и др.). Ковыльные степи более благоприятны для непрерывного возобновления эдификаторов. Оно здесь лимитируется не столько фитоценотически, сколько экотопически (в засушливые периоды и годы).

Средообразующая деятельность наземных фитоценозов и, в частности, их роль в почвообразовании общеизвестны. Стратегическое направление этой деятельности — аккумуляция и закрепление элементов-биогенов (прежде всего азота) с целью предотвращения их потери фитоценозом за счет водной миграции. Любой наземный фитоценоз не только интенсивно поглощает из почвы легкодоступные формы азота, но и активно тормозит процесс почвенной нитрификации за счет своих корневых выделений (Шмук, 1924, 1950; Машковцев, 1929; Theron, 1951; Корсакова, 1953; Рассел, 1955; Greenland, 1958; Новогрудская, 1959; Meiklejohn, 1968; Куркин, 1976; Kurkin, 1977; Райс, 1978, и др.). Поэтому всегда имеется тенденция к самоухудшению фитоценозами своего нитратного питания и соответственно к смене более нитратофильных фитоценозов менее нитратофильными и в конечном счете олигонитрофильными. Наглядный пример — процесс зацелинения залежей. При забрасывании в залежь богатая нитратами пашня быстро оккупируется двудольными нитратофилами (бурьянистая стадия). Их сменяют умеренно нитрофильные пырейные фитоценозы, а последних — мезонитрофильные мятликовые, в свою очередь сменяющиеся олигонитрофильными фитоценозами с преобладанием плотнокустовых злаков (заключительная стадия). Однако дальнейшему полному затуханию процесса почвенной нитрификации на этой стадии противостоят периодические массовые размножения («вспышки») бобовых, которые обогащают почву легкодоступным азотом и таким образом «оживляют» процесс почвенной нитрификации.

Демутация темнохвойного леса на месте вырубок также начинается с эвнитратофильной (кипрейной) стадии. Она сменяется мезонитратофильной стадией мелколиственного леса, а на заключительном этапе — темнохвойным олигонитрофильным лесом, под которым процесс почвенной нитрификации практически прекращается. «Оживление» процесса нитрификации здесь происходит по месту образующихся окон (в результате вывала старых деревьев), занимаемых нитрофильной травянистой растительностью и подростом мелколиственных пород (Василевич, 1983, и др.).

Таким образом, в экосистемно устойчивых фитоценозах олиготрофицирующая жизнедеятельность эдификаторов нейтрализуется вспышками евтрофицирующей деятельности ассектаторов.

Устойчивость фитоценозов к внешним воздействиям в связи с проблемами мониторинга целесообразно разделить на устойчивость к флуктуациям природных экологических режимов (экотопическую) и устойчивость к антропогенным факторам (антропогенную).

Экотопическая устойчивость фитоценозов

Степень экотопической устойчивости фитоценозов во многом предопределяется особенностями слагающих их биоморф. Так, лесные фитоценозы в целом экотопически гораздо более устойчивы, чем луговые (Работнов, 1955, 1983 и др.). Это связано как с большей потенциальной устойчивостью древесных пород, так и с гораздо большей стабильностью создаваемой ими фитосреды.

Различия в экотопической устойчивости травяных фитоценозов определяются, с одной стороны, резкостью и продолжительностью экотопических аномалий, а с другой — адаптированностью к этим аномалиям основных компонентов фитоценозов. В целом травяные фитоценозы гораздо более устойчивы к одногодичным аномалиям, нежели к однозначным экотопическим аномалиям, повторяющимся несколько лет подряд (Раменский, 1925, 1938; Weaver, 1950; Работнов, 1955; Куркин, 1957, 1964, 1969). Однако и некоторые одногодичные аномалии, такие как образование притертой ледяной корки или затопление высоким паводком (с отложением наилка) обычно незаливаемых лугов, могут вызывать глубокие нарушения луговых фитоценозов (Работнов, 1971; Данилов, 1981; Титов, Нескрябина, 1982; Титов, Печенюк, 1990). При этом большое значение имеет характер реакции на экотопические аномалии (адаптивный, инадаптивный) основных компонентов фитоценоза (Куркин, 1971, 1976).

Основной метод изучения экотопической устойчивости травяных фитоценозов — долголетние наблюдения и учеты на стационарных площадках (Работнов, 1972 и др.). Однако имелись попытки прогнозирования степени экотопической устойчивости травяных фитоценозов на основании однократного обследования (Львов и др., 1986, 1987; Шепелева, 1987).

По степени экотопической устойчивости травяные фитоценозы целесообразно разделить на стабильно устойчивые, лабильно устойчивые и неустойчивые. Стабильная устойчивость (resistance) — способность противостоять экотопическим аномалиям без существенных изменений, а их лабильная устойчивость (resilience) — способность после деформирующих воздействий возвращаться в состояние, близкое к исходному.

У лабильно устойчивых фитоценозов степень их лабильности может быть весьма различной. Она определяется глубиной их нарушения при экотопических аномалиях и скоростью их возвращения в состояние, близкое к исходному. Применительно к луговым фитоценозам можно выделить три ступени (степени) лабильности.

При первой степени лабильности состав фитоценозов остается практически неизменным, а изменяется лишь жизненное состояние доминирующих видов, причем весь цикл лабильности укладывается в 1—2 года. При этом следует различать два типа такой лабильности — осцилляционный и переменно-доминантный. Примером осцилляционной лабильности может служить динамика фитоценозов высокостолбчатых солонцов Барабинской лесостепи: в засушливые периоды они «выгорают», переходя в состояние летнего покоя и полупокоя, а при выпадении осадков быстро выходят из покоящегося состояния и продолжают вегетацию (Куркин, 1971). Примером переменно-доминантной лабильности может служить динамика кострецово-лисохвостных фитоценозов Окской поймы: в годы обильного увлажнения усиленно развивается и обильно плодоносит лисохвост луговой *Alopecurus pratensis* L., тогда как *Bromopsis inermis* находится в угнетенном и лишь вегетирующем состоянии; в сухие годы они «меняются ролями».

При второй (флуктуационной) степени лабильности у фитоценозов под воздействием экотопической аномалии происходит неглубокая перестройка, которая сводится прежде всего к изреживанию некоторых доминирующих видов; фитоценотическая замкнутость при этом существенно не нарушается (или компенсируется экотопической замкнутостью), а потому не происходит и внедрения чуждых исходному фитоценозу видов. При возврате исходных экотопических условий фитоценозы через 1—2 года возвращаются в состояние, близкое к исходному. Весь флуктуационный цикл составляет 3—4 года.

При третьей, максимальной (деструктивно-демутационной), степени лабильности под воздействием экотопических аномалий исходные фитоценозы деформируются, а на их месте возникают временные незамкнутые и неопределенные группировки эксплерентов. С возвратом исходных экотопических условий происходят процессы ускоренной демутации фитоценозов, по составу близких к исходным. Весь деструктивно-демутационный цикл по времени обычно не выходит за рамки 11-летнего цикла солнечной активности (Куркин, 1976).

Деструктивно-демутационная степень лабильной устойчивости находится на грани неустойчивости. Если в период деструкции исходных фитоценозов их место займут не эксплеренты, а патиенты или даже виоленты, то они могут закрепиться и препятствовать демутации исходных фитоценозов. Так, в прериях США после Великой засухи 1933—1940 гг. место бородачевых фитоценозов на больших площадях было оккупировано фитоценозами с доминированием пырея Смита (Weaver, 1950, 1954, и др.), а в Барабинской лесостепи после Великой засухи 1950—1955 гг. место фитоценозов из *Alopecurus arundinaceus* Poirr. и *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link. заняли фитоценозы с *Agrostis tenuis* Sibth. и *Plantago cornutii* Gouan., а место фитоценозов *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. — фитоценозы с *Leymus paboanus* (Claus.) Pilg., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. и *Galatella biflora* (L.) Nees (Куркин, 1969, 1973, 1976).

Консортивно-биотические воздействия как фактор деформации фитоценозов

Среди природных факторов, способных существенно нарушить устойчивость фитоценозов, особое место занимают консортивно-биотические воздействия вредителей и болезней. Замкнутый биоценотический покров как целое противодействует инвазиям вредителей и болезней (Гиляров, 1971; Тишлер, 1971, и др.). Поэтому очаги вредителей и болезней возникают в основном в местах нарушения замкнутости растительного покрова. Стабильность темнохвойной тайги не в последнюю очередь связана с ее биоценотической замкнутостью на огромных массивах. Поэтому в результате повсеместных рубок тайги создаются многочисленные очаги лесных вредителей и болезней, что чревато катастрофическими последствиями.

Специфика воздействий консортивно-биотических факторов (вредителей и болезней) в отличие от воздействий экотопических аномалий заключается в избирательности. Сильно повреждая (или даже уничтожая) одни компоненты фитоценозов, вредители и болезни прямо не затрагивают другие и даже косвенно им благоприятствуют, ослабляя конкуренцию со стороны поврежденных и ослабленных болезнями компонентов. В итоге вредители и болезни могут приводить к кардинальным изменениям в соотношениях между компонентами в фитоценозах, т. е. к существенной трансформации последних. Так, например, в Барабинской лесостепи под воздействием массового размножения в 1953 г. нестадных саранчовых, избирательно повреждающих злаки, содержание последних в травяных фитоценозах уменьшилось в десятки раз, и эти фитоценозы превратились в почти чисто разнотравные (Куркин, Стебаев, 1959; Куркин, 1976). Очевидно, что устойчивость фитоценозов к вредителям и болезням определяется обилием в них повреждаемых компонентов: чем их меньше, тем выше устойчивость.

Поскольку вредители и болезни не оказывают существенного воздействия на режим экотопов, постольку после затухания вспышек их массового размножения трансформированные ими фитоценозы рано или поздно возвращаются в состояние, близкое к исходному. Однако, как и в случае демутации после экотопических аномалий, не исключено необратимое закрепление трансформированных фитоценозов. Оно происходит в ситуациях, когда место поврежденных эдификаторов-виолентов занимают не конкурентно слабые эксплеренты, а ценопатиенты или даже новые виоленты.

Устойчивость фитоценозов к антропогенным воздействиям

В настоящее время особое значение приобретает устойчивость фитоценозов к антропогенным факторам. Эти факторы по периодичности и характеру их воздействия на устойчивость фитоценозов можно разделить на однократные (катастрофические) и систематические (дигрессивные). Примерами однократных катастрофических воздействий могут служить вырубки лесов и распашки травяной растительности (с последующим забрасыванием пашни в залежь). После таких катастрофических воздействий происходят «посткатастрофические» сукцессии (Александрова, 1964), большей частью имеющие характер демутаций, т. е. ведущие к восстановлению исходных фитоценозов (или близких к ним). Однако демутации имеют место лишь при отсутствии существенных изменений режимов экотопов. Если же в результате катастрофических антропогенных воздействий происходят необратимые изменения в режиме экотопов, то исходные фитоценозы не восстанавливаются. Так, на севере Барабинской низменности на месте вырубленных хвойных лесов в связи с «проступающим» после вырубок засолением почв происходит необратимая смена хвойных лесов мелколиственными, а южнее — в лесостепной зоне — в районах прогрессирующего засоления вырубка западинных березовых колков приводит к безвозвратной смене их лугово-солончаковой растительностью (Жаркова, 1960; Куркин, 1976 и др.).

Примерами антропогенных воздействий, носящих систематический характер, на лугах могут служить выпас скота и систематическое внесение удобрений.

Интегральным результатом постоянного выпаса является пастбищная дигрессия исходных (сенокосных) фитоценозов, которая в общем случае может быть разделена на четыре стадии.

Первая стадия — угнетение неустойчивых к выпасу видов (верховых злаков и крупного разнотравья) при относительной неизменности флористического состава.

Вторая стадия — пастбищная трансформация исходных фитоценозов в сторону преобладания низовых дернообразующих злаков за счет изреживания верховых злаков и крупного разнотравья. На этой стадии фитоценотическая замкнутость сохраняется, поскольку ослабление замкнутости затемнения компенсируется усилением корневой замкнутости (Куркин, 1990). Хотя в составе доминирующих видов и происходит перестройка, исходный флористический состав изменяется мало. Эта стадия представляет собой порог устойчивости луговых фитоценозов к выпасу, при переходе через который уже нарушается режим фитоценотической замкнутости и резко изменяется флористический состав.

Третья стадия — пастбищная деструкция фитоценозов: деформация низовозлаковой (дернообразующей) основы, агрессия эвритопных пастбищевыносливых розеточных и ползучих видов (*Plantago major* L., *Leontodon autumnalis* L., *Trifolium repens* L., *Potentilla anserina* L. и др.). Характерные для исходного флористического состава виды исчезают.

Четвертая стадия — «сбой» с полным преобладанием *Polygonum aviculare* L. s. l. и ему подобных однолетников (Куркин, 1990).

Предел устойчивости к выпасу у различных типов травяных фитоценозов неодинаков (Куркин, 1989; Горшкова, 1990; Титов и др., 1990). Различия в устойчивости к выпасу определяются как составом фитоценозов, так и особенностями экотопов. Фитоценозы, эдификаторами которых являются такие устойчивые к выпасу злаки, как *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Poa angustifolia* L., *Festuca rubra* L. и *F. valesiaca* Gaud., гораздо более пастбищеустойчивые, нежели фитоценозы с доминированием видов, не выдерживающих выпаса. Экотопически наименее устойчивы к выпасу луга, приуроченные к деятельно аллювиальным и сильно засоленным местообитаниям. На них вторая и даже третья стадии пастбищной дигрессии выпадают: сенокосные фитоценозы под воздействием выпаса сразу превращаются в сбои с преобладанием однолетников (в первом случае — дурнишника *Xanthium strumarium* L., во втором — видов *Salicornia* и *Suaeda*).

Под воздействием удобрений замкнутость фитоценозов, как правило, сохраняется на всех стадиях «удобрительной дигрессии», и, следовательно, инвазий видов, чуждых исходным фитоценозам, не происходит, но многовидовые ценозы превращаются в маловидовые (Работнов, 1984 и др.). Особенно сильное трансформирующее воздействие оказывает систематическое внесение азотных удобрений. В общем случае можно выделить три стадии «азотоудобрительной» дигрессии: первая — повышение продуктивности фитоценоза без существенного изменения его флористического состава; вторая — выпадение из фитоценоза бобовых и светолюбивых видов мелкого разнотравья; третья — выпадение из фитоценоза рыхлокустовых злаков и всех видов, не способных к вегетативному размножению.

Поскольку уже на второй стадии происходит существенное обеднение флористического состава исходных фитоценозов, предел их устойчивости целесообразно провести на рубеже между первой и второй стадиями. В этом плане устойчивость луговых фитоценозов весьма различна в зависимости от их флористического состава. Так, например, на краткопоемных лугах полидоминантные многовидовые фитоценозы с участием верховых злаков и обилием бобовых оказываются крайне неустойчивыми: систематическое внесение азотных удобрений быстро приводит к вытеснению разрастающимися верховыми злаками бобовых. Напротив, на деятельно аллювиальных лугах с преобладанием корневищных злаков (*Bromopsis inermis, Phalaroides arundinacea, Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Alopecurus pratensis*) даже при длительном внесении повышенных доз азотных удобрений лишь увеличивается продуктивность, но исходный состав фитоценозов не изменяется.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 300—447. — *Базилевич Н. И.* Материалы к вопросу о генезисе солодей // Почвоведение. 1947. № 4. С. 227—239. — *Базилевич Н. И.* О соленакоплении в почвах и водах Барабинской низменности // Тр. Юбилейной сессии, посвященной столетию со дня рождения В. В. Докучаева. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 545—559. — *Блауберг И. В., Садовский В. Н., Юдин Э. Г.* Системный подход в современной науке // Проблемы методологии системного исследования. М.: Мысль, 1970. С. 7—48. — *Быков Б. А.* Геоботаника. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1957. 382 с. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Георгиевский А. Б.* Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 52—62. — *Гиляров М. С.* От редактора // В. Тишлер. Сельскохозяйственная экология. М.: Колос, 1971. С. 3—8. — *Горчаковский П. Л., Абрамчук А. В.* Антропогенная трансформация лугов и проблемы охраны генетических ресурсов их флоры // Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск, 1988. С. 130—144. — *Горшкова А. А.* Основные черты устойчивости степных сообществ Тувы к неблагоприятным факторам среды // Устойчивость травяных экосистем к антропогенным воздействиям. Фрунзе, 1990. С. 15. — *Данилов В. И.* О некоторых вопросах погодичной динамики степных фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 5. С. 106—120. — *Жаркова А. М.* О местообитаниях волоснеца солончакового в связи с некоторыми формами рельефа Западносибирской лесостепи // Изв. Омского отд. Географического о-ва СССР. Омск, 1960. Вып. 3. С. 95—96. — *Корсакова М. П.* Денитрифицирующие микроорганизмы (обзор) // Микробиология. 1953. Т. 22. Вып. 2. С. 215—227. — *Куркин К. А.* Некоторые биоэкологические особенности осоки дернистой (*Carex caespitosa* L.) // Вестн. МГУ. Биология. 1954. № 12. С. 83—93. — *Куркин К. А.* Луга Барабы и их улучшение. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 148 с. — *Куркин К. А.* Цикл разногодичной изменчивости двух ценозов формации Hordeeta brevisubulati в условиях лесостепи Западной Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 4. С. 73—85. — *Куркин К. А.* Факторы замкнутости луговых биогеоценозов // Естественные кормовые угодья СССР. М.: Наука, 1966. С. 98—116. — *Куркин К. А.* Основные закономерности и типы циклов климатогенной изменчивости луговых биогеоценозов Барабинской лесостепи // Вопр. ценологии, географии, экологии и использования растительного покрова СССР. Л.: Наука, 1969. С. 173—182. — *Куркин К. А.* О филоценогенезе и селектоценогенезе в связи с геохимической эволюцией ландшафтов (на примере Барабинской лесостепи) // Тр. МОИП. 1970. Т. 38. С. 61—73. — *Куркин К. А.* Летний и многолетний покой травянистых многолетников Барабинской лесостепи // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 11. С. 1564—1581. — *Куркин К. А.* Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 137—148. — *Куркин К. А.* Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 437—447. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Системная взаимосвязь между парциальными давлениями конкуренции за различные ресурсы // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 723—732. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Влияние конкуренции на экотопическое распределение видов // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 614—626. — *Куркин К. А.* Принципы и значение экологической систематики стадий пастбищной дигрессии луговых экосистем // Устойчивость травяных экосистем к антропогенным воздействиям. Фрунзе, 1990. С. 29. — *Куркин К. А. Горягин А. А., Дергунов А. И., Герус И. В.* Ординация растительности пойменных лугов по фактору поемности и индикация ступеней поемности по растительности // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1023—1034. — *Куркин К. А., Стебаев И. В.* Вспышка массового размножения нестадных саранчовых в Барабе и ее влияние на луговую растительность // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64. Вып. 1. С. 51—60. — *Львов Ю. А., Шепелева Л. Ф., Лапшина Е. Д.* Флуктуации пойменных лугов и их продуктивность // Продуктивность сенокосов и пастбищ. Новосибирск: Наука, 1986. С. 35—37. — *Львов Ю., А., Шепелева Л. Ф., Лапшина Е. Д.* Оценка пойменных лугов по флуктуационной способности их растительного покрова // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 599—609. — *Машковцев М. Ф.* К вопросу о влиянии корневых редукторов на развитие растений в нитратной среде // Тр. Кубанского с.-хоз. ин-та. Краснодар, 1929. Т. 8. С. 69—82. — *Мирцхулава Ц. Е.* Об одном подходе сравнительного анализа нарушения экологической устойчивости агроэкосистем // Экология. 1992. № 4. С. 19—23. — *Мовчан Я. И.* Анализ устойчивости степных фитоценозов в связи с их структурой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1983. 24 с. — *Мовчан Я. И.* К анализу устойчивости фитоценозов: феноменология и возможные механизмы // Перспективы теоретической фитоценологии. Тарту: Laelatu, 1988. С. 187—191. — *Нечаева Н. Т.* Динамика растительных сообществ // Продуктивность растительности Центральных Каракумов в связи с различными режимами использования. М.: Наука, 1979. С. 39—54. — *Новогрудская Е. Д.* Влияние растений на размножение нитрификаторов // Бюл. н.-тех. информации по с.-хоз. микробиологии. 1959. № 6. Вып. 1. С. 11—15. — *Покрасс Е. П., Базилевич Н. И.* Основные черты геоморфологии и элементы геологии Барабинской низменности // Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева. 1954. Т. 42. С. 5—103. — *Работнов Т. А.* Разногодичная изменчивость лугов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 3. С. 9—36. — *Работнов Т. А.* Влияние образования льда в почве и на ее поверхности на луговые растения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76. Вып. 1. С. 120—134. — *Работнов Т. А.* Изучение флюктуаций (разногодичной изменчивости) фитоценозов // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 95—136. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с. — *Работнов Т. А.* Влияние удобрений на луговые фитоценозы // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 6. С. 759—766. — *Райс Э.* Аллелопатия. М.: Мир, 1978. 392 с. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова. Воронеж, 1925. 37 с. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 619 с. — *Рассел Э.* Почвенные условия и рост растений. М.: ИЛ, 1955. 624 с. — *Розенберг Г. С.* Устойчивость экосистем и ее математическое описание // Экологические аспекты гомеостаза в биогеоценозе. Уфа, 1986. С. 120—130. — *Свирежев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с. — *Смирнова О. В., Чистя-*

кова А. А., Попадюк Р. В. и др. Популяционная организация лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пущино, 1990. 92 с. — *Титлянова А. А.* Устойчивость травяных экосистем // Устойчивость травяных экосистем к антропогенным воздействиям. Фрунзе, 1990. С. 54—56. — *Титов Ю. В., Нескрябина Е. С.* Влияние весенних паводков на динамику степной растительности в пойме р. Хопер // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1385—1390. — *Титов Ю. В., Огарь Н. П., Убугунов Л. А., Убугунова В. И.* Метод оценки современного состояния экосистем речных пойм. Улан-Батор, 1990. 42 с. — *Титов Ю. В., Печенюк Е. В.* Динамика травяной растительности поймы реки Хопер. Л.: БИН, 1990. 140 с. — *Тишлер В.* Сельскохозяйственная экология. М.: Колос, 1971. 456 с. — *Флейшман Б. С.* Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982. 368 с. — *Шарашова В. С.* Устойчивость пастбищных экосистем. М.: Агропромиздат, 1989. 240 с. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 448 с. — *Шепелева Л. Ф.* Динамика луговых сообществ поймы средней Оби: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1987. 17 с. — *Шмук А.* Наблюдения над режимом нитратов в условиях полевых культур в черноземной почве Кубанской области. Ростов-на-Дону, 1924. 25 с. — *Шмук А. А.* Труды. Т. 1. М.: Сельхозгиз, 1950. 371 с. — *Greenland D. J.* Nitrate fluctuations in tropical soils // J. Agr. Sci. 1958. Vol. 50. P. 82—90. — *Kurkin K. A.* Systems approach to studies of nitrate regime in grassland biocenoses // Oecol. Plantarum. 1977. Vol. 12. P. 23—31. — *Meiklejohn J.* Microbiology of the nitrogen cycle in some Chana soils under natural grass and improved pasture // J. Appl. Ecol. 1968. Vol. 5. P. 291—300. — *Theron J. J.* The influence of plants on the mineralization of nitrogen and the maintenance of organic matter in the soil // J. Agric. Sci. 1951. Vol. 41. Pt 4. P. 289—296. — *Weaver J. E.* Stabilization of midwestern grassland // Ecol. Monogr. 1950. Vol. 20. N 3. P. 251—270. — *Waever J. E.* A seventeen year study of plant succession in prairie // Amer. J. Bot. 1954. Vol. 41. N 1. P. 31—38.

Дединовская опытная станция
по пойменному луговодству
ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса
Московская обл.

Получено 31 V 1993

SUMMARY

The resistance of phytocoenoses consists of conservation (or restoration) of their initial floristic composition and closed regime. Two aspects of phytocoenose resistance are examined: «internal» (concerning the ecosystems) and «external» (concerning the influence of exogenic factors). Internal resistance is a stability to their own environmental activities. Phytocoenoses may be subdivided into stably resistant, labily resistant and unstably ones due to their reaction to exogenic fluctuations of ecotopic regimes. Destructive influences of anthropogenic factors are divided into single (disastrous) and systematic (transformig) ones. The resistance of phytocoenoses to the first category is revealed as demutation (restoration) and to the second — as relative stability.

УДК 581.9 (571.511)
© 1994

Е. Б. Поспелова

ФЛОРА СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ БАССЕЙНА РЕКИ ЛОГАТА (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ТАЙМЫР)

E. B. POSPELOVA. FLORA OF THE NORTH PART OF THE LOGATY RIVER BASIN, CENTRAL TAIMYR

В конкретных флорах 2 участков, расположенных в северной части заповедника «Таймырский», насчитывается 183 (оз. Надатурку) и 196 (р. Сонасыты-яму) видов сосудистых растений. Приведены списки с указанием ценотической активности. Различия в составе флор, проявляющиеся в группе видов малой активности, объясняются особенностями ландшафтной структуры территорий (моренная гряда и озерная депрессия). Флоры 2 участков имеют наибольшее сходство таксономической и географической структур с флорами рек Яму-Тарида и Яму-Неру (Толмачев, 1932а, б, 1935), также расположенными в северной полосе типичных тундр в близких ландшафтных выделах.

Территория, на которой в 1989—1990 и 1992 гг. проводились флористические сборы и описания растительности, расположена в северо-восточной части государственного заповедника «Таймырский» (Центральный Таймыр), на северном участке бассейна р. Логата. Были обследованы 2 участка, отстоящих друг от друга на 25 км, размеры их примерно одинаковы (100—120 км^2).

Участок 1 — «Сонасыты-яму» (далее — С) — находится в районе слияния рек Логата, Логата-нгадатурку-дяму и Сонасыты-яму (73°50′ с. ш., 99°20′ в. д.). Поверхность представляет собой почти плоскую равнину, абсолютные высоты 80, редко — 100 м. Равнина сложена флювиогляциальными отложениями, перекрытыми мощным чехлом четвертичных озерно-аллювиальных; местами долины рек вскрывают толщу морских глин. Район характеризуется сильной заозеренностью и развитой гидросетью. Вся территория — обширная депрессия, оконтуренная моренными грядами зырянского и сартанского оледенений.

Участок 2 — «Оз. Надатурку» (далее — Н) — расположен юго-восточнее С и занимает юго-западное побережье этого озера, включая истоки р. Логата-нгадатурку-дяму и бассейн р. Нгадатари (73°30′ с. ш., 99°50′ в. д.); приурочен к аккумулятивной возвышенности (моренной гряде). Рельеф холмисто-увалистый, абсолютные высоты 150—200 м. Заозеренность меньше, гидросеть представлена небольшими ручьями и речками. Поверхность сложена флювиогляциальными отложениями, под которыми залегают гляциальные щебнисто-песчаные толщи, местами на вершинах холмов выходящие на поверхность.

Оба участка расположены в подзоне типичных (субарктических) тундр, различия в их растительности обусловлены спецификой ландшафтов, в особенности характером рельефа. Для растительного покрова С в целом характерны черты, свойственные средней полосе подзоны (Александрова, 1977): обилие на плакорах карликовой березки; значительное участие в составе сообществ гипоарктических видов; наличие кустарниковых зарослей на участках долин и кустарникового яруса в большинстве плакорных тундр; сомкнутость сообществ; отсутствие больших массивов пятнистых тундр (большая часть их находится на стадии зарастания). Растительность участка Н, несмотря на то что он расположен южнее, имеет более «северный» облик. Преобладают пятнистые кустарничково-осоково-моховые тундры, карликовая березка относительно обильна только на низких заболоченных водоразделах, гипоарктические виды менее активны на плакорах, кустарники низкорослые и активно участвуют в сложении растительности лишь на придолинных склонах.

Выпуклые водоразделы верхнего уровня (150—200 м над ур. м.), часто с выходами ледниковых щебней на вершинах (Н), а также более низкие, но сильно дренированные междуречные гряды и увалы (С), как правило, заняты осоково-дриадово-моховыми тундрами, часто с обилием разнотравья. Поверхность трещинно-нанополигональная, мелкие слабовыпуклые полигоны заняты пятнами голого грунта, оконтуренными растительностью. Преобладают *Dryas punctata*, *Carex arctisibirica* (в местах ее доминирования вокруг пятен формируются выпуклые бордюры), обильны злаки (*Alopecurus alpinus*, *Deschampsia borealis*), разнотравье представлено *Astragalus umbellatus*, *Luzula confusa*, *Oxytropis nigrescens*, из кустарничков обычны *Cassiope tetragona*, *Salix arctica*. Моховой покров почти полностью составлен *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. На щебнистых выходах развиты кустарниковые дриадовые тундры с обилием разнотравья (*Eritrichium villosum*, *Saxifraga spinulosa*, *Artemisia furcata*, *Lloydia serotina* и др.). Под каменистыми холмами на вершинах обычны травяно-кассиопеево-моховые тундры с преобладанием *Cassiope tetragona*, характерны также *Draba pilosa*, *Gastrolychnis affinis*, *Minuartia arctica*, *Carex vaginata*, в напочвенном ярусе обычна значительная примесь лишайников (*Stereocaulon* sp., *Cetraria islandica* s. l. и др.).

Плоские водоразделы с высотами 80—100 м над ур. м. (С; северная часть Н) заняты бугорковыми кустарниково-кустарничково-осоково-пушицево-моховыми тундрами, иногда с редкими пятнами на бугорках. Для растительности характерны обедненный видовой состав и полидоминантность как в надмоховом, так и в напочвенном ярусах. Преобладают *Eriophorum angustifolium*, *Carex arctisibirica*, *Salix reptans*, *Dryas punctata*, *Vaccinium vitis-idaea*, обильны *Salix pulchra*, *Betula nana*, местами *Pyrola rotundifolia*, *Cassiope tetragona*. Моховой покров развит в основном в трещинах между бугорками, выделить определенный доминант трудно; в равных долях (в зависимости от ничтожных колебаний нанорельефа) его составляют *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium turgidum*, виды родов *Dicranum* и *Polytrichum*. Довольно много лишайников, приуроченных в основном к бугоркам (*Cetraria cucullata*, *C. islandica* s. l., *Cladonia cornuta*, *C. coccifera*, *Dactylina arctica*).

Склоны холмов характеризуются грядово-западинным (деллевым) микрорельефом, обусловленным линейным развитием термокарста. Растительность их довольно однообразна: чередуются вышеописанные пятнистые или бугорковые тундры на вытянутых грядах и переувлажненные делли с кустарниково-травяно-моховыми или травяно-моховыми сообществами. Флористически эти склоны довольно бедны, в нижних частях увеличивается обилие кустарников (до 30—40%). Преобладают *Salix reptans*, *S. pulchra*, *S. lanata*, *S. glauca* (С), *Betula nana* (С), в травяном покрове обильны *Eriophorum angustifolium*, *Carex stans*, *Arctagrostis latifolia*, обычны *Ranunculus sulphureus*, *Senecio atropurpureus*, *Pedicularis sudetica* s. l. и другие гигрофиты.

Территория значительно заболочена (особенно С) как в долинах, так и на водоразделах, в спущенных озерных котловинах. Формирование тундрово-болотных комплексов тесно связано с развитием полигонально-жильных льдов, в процессе которого гомогенные мохово-травяные болота с едва наметившимся растрескиванием по жилам переходят в полигонально-валиковые и затем в плоскобугристые. Представлены все стадии развития, особенно в котловинах, — от мокрых травяных болот (*Carex stans, Eriophorum angustifolium, E. medium*) до реликтовых болотно-тундровых комплексов с высокими политриховыми (*Polytrichum strictum*) буграми. На последних местами обильны виды, свойственные более южным тундрам (*Rubus chamaemorus, Ledum decumbens, Carex rotundata, C. chordorrhyza*), иногда бугры покрыты сплошными зарослями карликовой березки. Такие комплексы более характерны для С. Помимо указанных доминантов на болотах обычны *Eriophorum russeolum, Salix reptans, Dupontia fisheri, Hierochloë pauciflora, Calamagrostis holmii,* встречаются *Comarum palustre, Pedicularis sudetica* s. l. и другие болотные виды.

Растительность долин рек и ручьев, приречных и приозерных склонов флористически наиболее разнообразна, особенно в районе С, где гидросеть более развита. На ярах, прорезанных глубокими оврагами, обычны бугорковые мохово-разнотравно-дриадовые тундры на почвах дернового ряда. Преобладают *Dryas punctata,* обильны *Salix arctica, Trisetum sibiricum* subsp. *litorale, T. spicatum, Poa alpigena, Cerastium maximum, Polemonium boreale, Myosotis asiatica, Luzula confusa, Astragalus umbellatus, A. alpinus, Ranunculus affinis,* встречаются *Erysimum pallasii, Androsace triflora, Draba hirta, Papaver lapponicum* subsp. *orientale* и др. На олуговелых склонах, особенно южных, обильны *Ranunculus borealis, Senecio tundricola, Potentilla stipularis, Pedicularis verticillata, P. capitata, Erigeron eriocephalus,* виды рода *Taraxacum*. Для глубоких распадков со снежниками и их склонов характерны нивальные группировки с преобладанием *Ranunculus pygmaeus, Saxifraga hyperborea, S. nivalis, S. tenuis, Cerastium regelii, Phippsia algida*; моховой покров здесь либо отсутствует, либо представлен маломощной дерниной *Drepanocladus uncinatus* и *Hypnum revolutum*. На высоких берегах, сложенных супесями и песками (р. Северная), отмечены фрагменты кобрезиевых (*Kobresia myosuroides*) лужаек, обильны *Poa glauca, Gastrolychnis angustiflora* subsp. *tenella, Potentilla arenosa, Draba cinerea,* красочное разнотравье и бобовые. На выходах морских глин у рек Логата и Логата-нгадатурку-дяму отмечены высокотравные разнотравно-злаковые группировки; судя по многочисленным следам, они являются естественными зверовыми солонцами. Здесь обильны виды рода *Puccinellia*, а также *Roegneria villosa, Tripleurospermum hookeri,* встречены *Arabidopsis bursifolia* и *Potentilla tikhomirovii.* В районе Н эти группировки отсутствуют. Высокие береговые склоны, аналогичные речным ярам района С, в Н встречаются только вдоль оз. Надатурку, однако флористически они беднее прежде всего в силу северной экспозиции. На этих склонах преобладают *Poa alpigena, Alopecurus alpinus, Calamagrostis holmii,* из разнотравья — *Saxifraga nelsoniana, S. cernua,* часто обильны *S. hieracifolia, S. nivalis, Draba glacialis, Taraxacum macilentum.* Только на небольших участках склонов западной экспозиции развиты более богатые луговые сообщества с господством *Arctagrostis arundinacea, Deschampsia* sp. sp., *Pedicularis villosa, Draba hirta, Myosotis asiatica, Cerastium maximum.* В распадках между отдельными блоками берега много нивальных луговин, здесь для них особенно характерно обилие *Saxifraga hyperborea.* На песчано-галечном берегу озера растительность несомкнута, представлена отдельными куртинами *Deschampsia sukatschewii, Festuca rubra* subsp. *arctica, Poa arctica* var. *vivipara, Chamerion latifolium.* На более удаленных от воды слабо задернованных песчано-галечных валах обычны крупные куртины *Salix nummularia,* часто встречаются *Polemonium boreale, Myosotis asiatica, Papaver minutiflorum, Gastrolychnis affinis. Stellaria peduncularis, S. crassipes, Draba cinerea, Equisetum arvense* subsp. *boreale, Artemisia borealis.* В более увлажненных песчаных западинах обитают *Carex tripartita, Equisetum scirpoides.* На щебнисто-валунных ледово-напорных валах по берегу отмечены лишь отдельные растения *Saxifraga cespitosa, Festuca brachyphylla, Papaver polare, Eritrichium villosum.*

Для некоторых ледниковых озер характерны высокие песчаные (Н) или щебнисто-песчаные (С) полуострова, соединяющиеся с берегом узким и низким, вероятно, заливаемым перешейком. Растительность этих редких экотопов представлена травяными или кустарничково-травяными группировками: разнотравно-злаковыми луговинами на песках (*Poa arctica, P. alpigena, Trisetum spicatum, Draba hirta, Potentilla hyparctica, Taraxacum macilentum*), разнотравно-дриадовыми тундрами на щебнях (*Dryas punctata, Carex rupestris, Luzula confusa, Lloydia serotina* и др.). Только здесь отмечены *Draba parvisiliquosa, Carex supina* subsp. *spaniocarpa, Silene paucifolia, Bromopsis pumpellianus, Pachypleurum alpinum, Rumex graminifolius*. Часто к этим участкам приурочены песцовые норовища, на которых обильно развиты злаки и *Cerastium maximum*.

На пойменных участках рек выделяются отмели, береговые валы, занятые сообществами с господством *Salix nummularia* и травяными ивняками из *Salix lanata* и *S. reptans*. Поймы флористически богаты, здесь наиболее разнообразно луговое разнотравье (*Ranunculus borealis, Stellaria ciliatosepala, Pedicularis amoena, P. verticillata, P. capitata, Artemisia tilesii, Delphinium middendorffii, Polemonium acutiflorum, Tanacetum bipinnatum, Saussurea tilesii*). В долине р. Нгадатари такие сообщества встречаются только в устье.

Близкие по характеру луговины и фрагменты ивняков встречаются и в долинах ручьев. На мокрых илисто-песчаных отмелях рек и ручьев обычны заболоченные осоково-пушицевые луга с *Eriophorum scheuchzeri, Carex tripartita, Dupontia fisheri, Juncus biglumis, Ranunculus nivalis, Petasites frigidus*.

Конкретные флоры обоих районов близки по богатству и составу. В районе С было собрано 196 видов, в районе Н — 183 вида сосудистых растений. Коэффициент сходства между обеими флорами 89.2%, однако если учесть их территориальную близость, то эта разница будет существенной, что можно объяснить только ландшафтными особенностями.

Сборы хранятся в Гербарии им. Д. П. Сырейщикова биологического факультета МГУ и в фондах государственного заповедника «Таймырский». За консультации при определении видов я выражаю глубокую благодарность Ю. Е. Алексееву (*Cyperaceae*), А. К. Скворцову (*Salicaceae*), Б. А. Юрцеву (*Poaceae, Rosaceae, Fabaceae*), В. Б. Куваеву и М. В. Соколовой (*Papaveraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Scrophulariaceae, Asteraceae* и др.).

В табл. 1 приведен список отмеченных на обоих участках сосудистых растений; семейства расположены по системе Энглера, названия видов и порядок их расположения даны по «Арктической флоре СССР» (1960—1987) в ряде случаев с номенклатурными дополнениями по сводке С. К. Черепанова (1981). Для каждого вида указана ступень ценотической активности (Юрцев, 1968): особо активные — 1, высокоактивные — 2, среднеактивные — 3, малоактивные — 4, неактивные — 5.

В приведенный список включено в целом 211 видов, подвидов и разновидностей, принадлежащих к 83 родам и 28 семействам; 5 ведущих семейств: *Poaceae* (39 видов), *Brassicaceae* (23), *Cyperaceae, Caryophyllaceae* и *Asteraceae* (по 18 видов); они составляют 54.7% флоры (Н — 53, С — 54%). Наиболее богаты роды *Draba* (14 видов), *Carex* (12), *Saxifraga* (11), *Pedicularis, Salix* и *Ranunculus* (по 9 видов). Последовательность ведущих семейств и родов и их видовая насыщенность практически одинаковы в обоих списках.

Географический анализ также показывает высокое сходство этих близких флор: в обеих преобладает арктический элемент (Н — 69.3, С — 69.0%). Наиболее представлены метаарктические (Н — 30, С — 34%) и арктоальпийские (Н — 29.5, С — 28.3%) виды, собственно арктические составляют соответственно 9.8 и 10.3%. Гипоарктических видов в обеих флорах по 18.6%, бореальных (включая арктобореальные) — 12.1 и 12.4%.

Среди видов долготных групп преобладают циркумполярные (Н — 50.8, С — 48.4%), евразиатские виды составляют соответственно 6.0 и 5.7%,

ТАБЛИЦА 1

Сводный список сосудистых растений сравниваемых флор

Виды	Наличие и ступень ценотической активности видов во флорах	
	Н	С
Equisetum variegatum Schleich.	5	5
E. arvense L. subsp. boreale (Bong.) Tolm.	3	3
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl.	5	5
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	3	3
H. pauciflora R. Br.	3	3
Alopecurus alpinus Smith	2	2
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	2	2
A. arundinacea (Trin.) Beal	4	4
Calamagrostis lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	5	5
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. subsp. *groenlandica* (Schrank) Matuszk.	—	5
C. holmii Lange	2	2
Deschampsia glauca C. Hartm.	4	3
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	3	5
D. borealis (Trautv.) Roshev.	3	5
D. brevifolia R. Br.	5	—
D. obensis Roshev.	5	—
Trisetum sibiricum Rupr. subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev.	5	3
T. subalpestre (C. Hartm.) L. Neum.	5	—
T. spicatum (L.) K. Richt.	3	3
Pleuropogon sabinii R. Br.	3	3
Poa arctica R. Br.	2	2
P. arctica var. *vivipara* Hook.	5	3
P. tolmatschewii Roshev.	5	—
P. alpigena (Blytt) Lindm.	3	2
P. alpigena subsp. *colpodea* (Th. Fries.) Tzvel.	3	5
P. abbreviata R. Br.	—	5
P. glauca Vahl	—	3
P. bryophila Trin.	—	5
Dupontia fisheri R. Br.	3	3
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	3	3
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	4	4
P. concinna (Th. Fries) Lindeb.	5	4
P. concinna subsp. *algidiformis* H. Smith	—	5
Puccinellia angustata (R. Br.) Rand. et Redf.	5	4
P. sp. (aff. *P. sibirica* Holmb.)	—	5
Festuca rubra L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor.	3	3
F. brachyphylla Schult. et Schult. f.	3	4
F. vivipara (L.) Smith	4	4
Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub	—	5
Roegneria macroura (Turcz.) Nevski	—	5
R. villosa V. Vassil.	—	4
Eriophorum angustifolium Honck.	2	1
E. russeolum Fries	3	3
E. medium Anderss.	3	3
E. scheuchzeri Hoppe	3	3
E. vaginatum L.	3	3
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.	—	5
Carex rupestris All.	4	5
C. chordorrhiza Ehrh.	4	4
C. amblyorhyncha V. Krecz.	5	5
C. tripartita All.	4	5
C. stans Drej.	2	2
C. arctisibirica Jurtz.	1	1
C. misandra R. Br.	3	3
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	5	5
C. vaginata Tausch subsp. *quasivaginata* (C. B. Clarke) Jurtz.	4	—
C. supina Wahlenb. subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.	—	5
C. rotundata Wahlenb.	5	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Наличие и ступень ценотической активности видов во флорах	
	Н	С
Carex saxatilis L. subsp. *laxa* (Tratv.) Kalela	3	3
Juncus biglumis L.	2	3
Luzula confusa Lindeb.	2	2
L. nivalis (Laest.) Spreng.	3	3
Tofieldia coccinea Richards.	5	5
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	3	3
Salix polaris Wahlenb.	2	2
S. nummularia Anderss.	4	3
S. arctica Pall.	3	3
S. reptans Rupr.	1	1
S. glauca L.	4	4
S. hastata L.	—	5
S. fuscescens Anderss.	5	—
S. pulchra Cham.	3	1
S. lanata L.	3	3
Betula nana L.	3	2
Oxyria digyna (L.) Hill	3	3
Rumex graminifolius Lamb.	—	5
R. arcticus Trautv.	4	4
Polygonum viviparum L.	3	2
P. bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky	4	4
Stellaria peduncularis Bunge	3	3
S. edwardsii R. Br.	4	5
S. ciliatosepala Trautv.	4	4
S. crassipes Hult.	5	5
S. crassifolia Ehrh.	—	5
Cerastium regelii Ostenf.	3	4
C. beeringianum Cham. et Schlecht.	4	4
C. bialynickii Tolm.	5	4
C. maximum L.	3	3
Sagina intermedia Fenzl	5	5
Minuartia rubella (Wahlenb.) Hiern.	4	4
M. arctica (Stev. et Ser.) Graebn.	3	3
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	3	3
M. biflora (L.) Schinz et Thell.	5	—
Silene paucifolia Ledeb.	—	5
Gastrolychnis angustiflora Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhan.	5	5
G. affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan.	4	4
G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan.	4	4
Caltha arctica R. Br.	3	3
C. caespitosa Schipcz.	5	5
Delphinium middendorffii Trautv.	—	4
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch subsp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janch. ex Petrovsky	5	3
Ranunculus pallasii Schlecht.	4	5
R. lapponicus L.	3	5
R. gmelinii DC.	5	3
R. hyperboreus Rottb. subsp. *hyperboreus*	5	5
R. pygmaeus Wahlenb.	5	5
R. nivalis L.	3	3
R. sulphureus Soland.	3	3
R. affinis R. Br.	4	3
R. borealis Trautv.	3	3
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm.	3	3
P. angustifolium Tolm.	5	5
P. minutiflorum Tolm.	5	5
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	5	—
P. polare (Tolm.) Perf.	5	—
Eutrema edwardsii R. Br.	4	4
Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch.	—	5

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Наличие и ступень ценотической активности видов во флорах	
	Н	С
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz	4	5
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.	—	5
Cardamine bellidifolia L.	4	4
C. pratensis L.	5	5
Parrya nudicaulis (L.) Regel	2	2
Draba pilosa DC.	4	4
D. subcapitata Simmons	5	5
D. oblongata R. Br. ex DC.	5	5
D. pauciflora R. Br.	5	5
D. alpina L.	5	5
D. eschscholtzii Pohle ex N. Busch	5	—
D. glacialis Adams	3	3
D. ochroleuca Bunge	5	—
D. fladnizensis Wulfen	4	4
D. lactea Adams	5	5
D. pseudopilosa Pohle	4	5
D. cinerea Adams	4	5
D. parvisiliquosa Tolm.	5	5
D. hirta L.	3	3
Cochlearia arctica Schlecht. ex DC.	5	5
C. groenlandica L.	5	5
Saxifraga hirculus L.	3	3
S. setigera Pursh	5	—
S. spinulosa Adams	3	4
S. nelsoniana D. Don	2	2
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	4	3
S. nivalis L.	3	3
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	5	5
S. foliolosa R. Br.	4	5
S. cernua L.	3	3
S. hyperborea R. Br.	5	5
S. cespitosa L.	5	5
Chrysosplenium alternifolium L. subsp. *sibiricum* (Ser. ex DC.) Hult.	3	5
Rubus chamaemorus L.	5	5
Comarum palustre L.	5	5
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz.	—	3
P. tikhomirovii Jurtz.	—	5
P. stipularis L.	5	4
P. hyparctica Malte	4	3
P. rubella Sørens.	—	5
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	5	5
Dryas punctata Juz.	1	1
Astragalus umbellatus Bunge	3	3
A. alpinus L. subsp. *arcticus* Lindm.	3	3
Oxytropis nigrescens (Pall.) Fisch.	3	3
O. mertensiana Turcz.	5	5
O. arctica R. Br. subsp. *taimyrensis* Jurtz.	4	3
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. subsp. *arcticum* (B. Fedtsh.) P, W. Ball	5	5
Epilobium palustre L.	—	5
E. davuricum Fisch.	5	5
Chamerion latifolium (L.) Holub	5	—
Hippuris vulgaris L.	—	4
Pachypleurum alpinum Ledeb.	—	5
Pyrola rotundifolia L.	3	3
Ledum palustre L. subsp. *decumbens* (Ait.) Hult.	4	5
Cassiope tetragona (L.) D. Don	2	2
Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.	5	5
V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd) Hult.	3	2
Androsace septentrionalis L.	5	5

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Наличие и ступень ценотической активности видов во флорах	
	Н	С
Androsace triflora Adams	4	5
Armeria martima (Miller) Willd.	5	5
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	4	5
P. boreale Adams	3	3
Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. et Serg.	3	3
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge subsp. *villosum*	3	3
Lagotis glauca Gaertn. subsp. *minor* (Willd.) Hult.	2	2
Pedicularis capitata Adams	3	3
P. dasyantha Hadaĉ	4	3
P. hirsuta L.	3	3
P. lapponica L.	3	3
P. sudetica Willd. subsp. *interioroides* Hult.	—	5
P. sudetica subsp. *albolabiata* Hult.	3	3
P. villosa Ledeb. ex Spreng.	5	—
P. verticillata L.	5	3
P. amoena Adams ex Stev.	5	3
Valeriana capitata Pall. ex Link.	3	2
Erigeron eriocephalus J. Vahl.	4	3
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	5	3
Tripleurospermum hookeri Sch. Bip.	—	4
Artemisia tilesii Ledeb.	3	3
A. furcata Bieb.	4	3
A. borealis Pall.	4	3
Petasites frigidus (L.) Fries	3	3
P. sibiricus (J. F. Gmel.) Dingwall	3	3
Arnica iljinii (Maguire) Iljin	—	3
Senecio congestus (R. Br.) DC.	5	5
S. resedifolius Less.	3	3
S. tundricola Tolm.	5	3
S. atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	3	3
Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb.	3	3
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	—	4
T. macilentum Dahlst.	3	4
T. lateritium Dahlst.	5	5
T. arcticum (Trautv.) Dahlst.	3	3

азиатские — 5.4 и 7.7, восточноевропейско-сибирские — 3.8 и 4.1%. Собственно восточносибирских видов немного — 5.5 и 4.2%. Сибирско-западноамериканские, евразиатско-западноамериканские, восточносибирско-американские и восточноевропейско-сибирско-западноамериканские виды в сумме составляют 29.0 и 29.8%.

Исходя из данных таксономического и географического анализа флоры, ее в целом можно охарактеризовать как типичную арктическую сибирскую. Однако, несмотря на практически одинаковую таксономическую структуру флор Н и С, между ними имеются некоторые различия, обусловленные спецификой ландшафтов. Наиболее полно они выявляются при эколого-ценотическом анализе флор (Юрцев, 1968), данные для которого были получены на основе более 200 геоботанических и ландшафтных описаний.

Было определено процентное соотношение групп разных ступеней активности для каждого списка; сходство между конкретными группами активности во флорах Н и С определялось коэффициентом Съеренсена (Василевич, 1968); для каждой группы активности в обеих флорах рассчитано соотношение широтных элементов (табл. 2).

К особо активным видам во флоре Н отнесены 3 — *Carex arctisibirica, Salix reptans, Dryas punctata* (все арктические); во флоре С к ним добавляются арктобореальный *Eriophorum angustifolium* и гипоарктический *Salix pulchra*.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение групп видов разных ступеней ценотической активности во флорах Н и С, %, их структура и состав

Группы видов разных ступеней ценотической активности	% видов группы в конкретной флоре		Коэффициент сходства флор Н и С для отдельных групп	% арктических (А), гипоарктических (Г) и бореальных (Б) видов в группах видов разных ступеней ценотической активности					
				Н			С		
	Н	С		А	Г	Б	А	Г	Б
1. Особо активные	1.6	2.6	75.0	100	—	—	60	20	20
2. Высокоактивные	7.1	8.2	75.8	92.3	—	7.7	81.2	18.8	—
3. Среднеактивные	36.1	37.2	71.9	62.2	22.7	15.1	69.8	19.2	11.0
4. Малоактивные	14.2	13.9	41.5	75.8	13.7	10.5	69.0	17.2	13.8
5. Неактивные	41.0	38.1	48.5	68.3	20.6	11.1	65.8	13.7	20.5

Группа высокоактивных видов для Н включает в себя 13 видов, среди которых только 1 арктобореальный (*Eriophorum angustifolium*), для С — 16 видов, в число которых входят 3 гипоарктических (*Betula nana, Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, Valeriana capitata*); таким образом, во флоре С активность гипоарктического и бореального элементов в целом выше. В группе видов средней активности (Н — 66, С — 73 вида) соотношение географических групп примерно одинаково. В первые 3 группы активности входят наиболее обычные тундровые виды, распространенные практически по всей территории Таймыра и составляющие ядро большинства конкретных флор полуострова.

Коэффициенты сходства между Н и С в этих 3 группах активных видов составляют от 72 до 76%, т. е. близость флор Н и С обеспечивается именно этими видами широкой экологической амплитуды.

Напротив, в группах малоактивных и неактивных видов сходство гораздо ниже (41—48%). Как раз эти виды определяют специфику флор, обусловленную особенностями территорий — моренной гряды (Н) и аллювиально-флювиогляциальной депрессии (С). К этим группам относятся практически все виды, отмеченные только для одной из флор, они составляют 13.8% флоры С и 8.2% флоры Н (узкоспециализированные стенотопные виды). Территория Н гораздо однообразнее, в то же время здесь значительно бо́льшую площадь занимают высокие холмы со щебнисто-песчаными вершинами, поэтому более активны такие криомезоксерофиты, как *Draba cinerea, Saxifraga spinulosa, Androsace triflora, Papaver polare, Saxifraga setigera* (последние 2 во флоре С отсутствуют). Щебнисто-песчаный пляж оз. Надатурку — единственное местонахождение *Chamerion latifolium, Trisetum subalpestre, Deschampsia obensis*. Склоны щебнисто-песчаных вершин увалов, находящиеся в благоприятных условиях снегонакопления, — характерный экотоп *Draba eschscholtzii, Carex vaginata, Calamagrostis lapponica, Carex melanocarpa*. На территории С такие экотопы очень редки.

Если ландшафтная структура Н сформирована в основном ледниковой деятельностью, то разнообразие экотопов С обусловлено развитой гидросетью, сформированной в более поздние эпохи голоцена. В широких долинах и на защищенных коренных берегах рек обильны виды, малоактивные во флоре Н, где такие экотопы фрагментарны (*Trisetum sibiricum* subsp. *litorale, Ranunculus affinis, Potentilla stipularis, Pedicularis verticillata, P. amoena, Erigeron eriocephalus, Senecio tundricola, Delphinium middendorffii*). Выходы морских глин, обнажившихся при формировании речных долин, характерны только для С (крутые яры рек Логата и Логата-нгадатурку-дяму), и только здесь растут *Roegneria villosa, R. macroura, Arabidopsis bursifolia, Potentilla tikhomirovii, Tripleurospermum hookeri, Poa bryophila*. Только на ксерофильных луговинах

ТАБЛИЦА 3

Видовое богатство, географическая структура и флористическое сходство некоторых флор центральной и восточной частей Таймыра

Конкретные флоры	Число видов	% видов			Коэффициент сходства с флорами	
		арктических	гипоарктических	бореальных	Н	С
Н	183	69.3	18.6	12.1	—	89.2
С	196	69.0	18.6	12.4	89.2	—
Т	196	73.0	16.3	10.7	80.2	84.2
А	173	80.4	9.2	10.4	66.3	69.4
О	190	86.3	7.4	6.3	76.7	77.2
Ч	181	87.8	5.0	7.2	73.1	71.1

песчаных берегов р. Северной (С) собраны *Kobresia myosuroides, Potentilla arenosa, Arnica iljinii,* обилен *Poa glauca,* отсутствующий во флоре Н. Изобилие мелких водоемов в долинах обусловливает активность гидрофитов (*Batrachium trichophyllum, Ranunculus gmelinii, Hippuris vulgaris*). Гидроморфность ландшафта, выражающаяся в обилии заболоченных озерных котловин и сильном развитии площадного и линейного термокарста, способствует увеличению активности *Eriophorum angustifolium, Salix pulchra, S. glauca, Betula nana* по сравнению с более возвышенной территорией Н, где эти виды обильны лишь в приозерной депрессии.

Таким образом, флоры Н и С, будучи очень близкими по таксономической и географической структурам, довольно сильно различаются по эколого-ценотической структуре из-за разницы в наборе экотопов. По-видимому, конкретные флоры ландшафтно однородных территорий всегда беднее, чем флоры, приуроченные к участкам, расположенным на границах нескольких ландшафтных единиц ранга местности и выше. Так и в нашем случае: для каждой территории в отдельности богатство флоры невысокое, если же рассматривать их вместе как единую флору, то ее для равнинной типичной тундры можно считать довольно богатой.

Из сравнения с флорами близлежащих районов Таймыра следует, что по видовому богатству флоры Н и С близки к флорам расположенных несколько севернее участков горной части полуострова — оз. Ая-Турку, бухты Ожидания и р. Черные Яры (Сафронова, Соколова, 1989), далее — А, О, Ч; однако при этом они значительно богаче гипоарктическими и бореальными видами (табл. 3). Ближе всего по видовому богатству и географической структуре флора восточного побережья оз. Таймыр (Толмачев, 1932, 1935), далее — Т. Рассчитанными для наших списков и каждой из цитируемых флор коэффициентами Съеренсена подтверждается то, что наиболее тесные связи у С и Н имеются именно с этой территорией. Из указанных конкретных флор А ближе всего по широте (73°50′ с. ш.), хотя и расположена дальше других (в 225 км); О и Ч — ближе всего территориально (в 125 и 175 км); Т — ближе всего по характеру ландшафта, хотя расположена в 200 км и к тому же значительно севернее (74°30′—74°50′ с. ш.). Соответственно сходство их с нашей флорой составляет 70, 70—75 и более 80%. Это еще раз подчеркивает значительную роль ландшафтной структуры территории в становлении и формировании ее флоры, поскольку разнообразие элементов ландшафта в ранге урочищ и ниже обусловливает набор парциальных флор (Юрцев, 1982), часто существенно различающихся по видовому составу и географической структуре (Заноха, 1987).

Анализу парциальных флор исследованной территории предполагается посвятить отдельную работу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 187 с. — *Арктическая* флора СССР. М.; Л.: Наука, 1960—1987. Вып. 1—10. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1968. 35 с. — *Заноха Л. Л.* Опыт анализа парциальных флор сосудистых растений в подзоне южных тундр Таймыра // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 925—932. — *Сафронова И. Н., Соколова М. В.* Сравнительная характеристика четырех конкретных флор гор Бырранга (Таймыр) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 718—731. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части Восточного Таймыра //Тр. Полярн. Комис. Л., 1932а. Вып 8. С. 1—126.; 1932б. Вып. 13. С. 5—75; 1935. Вып. 25. С. 5—80. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 235 с. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 30 VI 1993

SUMMARY

The comparison of two concrete floras of the north part of «Taimir reserve» is carried out. The first area (near the Nadaturku lake) is located on the morainic ridge and is characterised by 183 plant species. The second one (in the Sonasiti-Yamu river mouth) is in alluvial lake depression and is characterised by 196 plant species. These floras are similar in taxonomic and geographic structure, but they differ in ecologic-coenotic characteristics of their components. The main differences are in the group of species with low coenotic activity. The above two floras have the greatest taxonomic and geographic similarity to the flora of Yamu-Neru and Yamu-Tarida rivers.

УДК 581.9 (571.651)
© 1994

В. В. Петровский, Т. В. Плиева

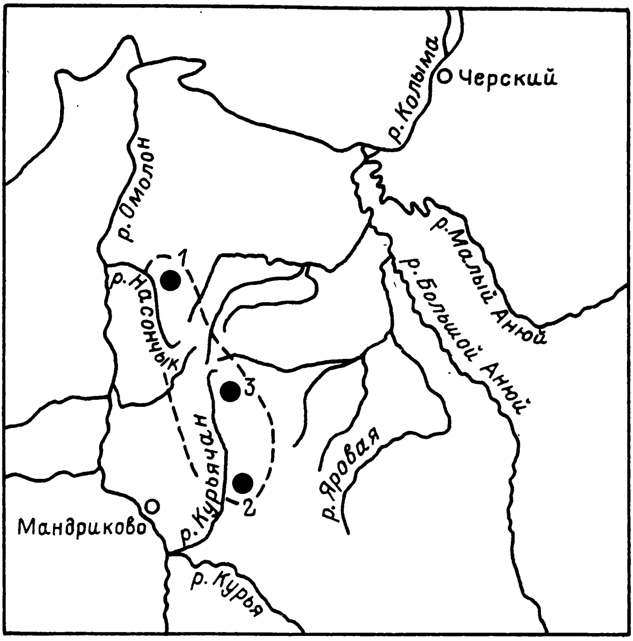
О ФЛОРЕ ЮКАГИРСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ (ЗАПАДНАЯ ЧУКОТКА)

V. V. PETROVSKY, T. V. PLIEVA. ON THE FLORA OF THE YUKAGIR PLATEAU (WEST CHUKOTKA)

Во флоре обследованной территории Курьинского кряжа, представляющего собой северо-восточную оконечность Юкагирского плоскогорья, насчитывается 233 вида сосудистых растений. В изученных здесь трех локальных флорах насчитывается 135, 166 и 197 видов, что свидетельствует о крайней бедности исследованного района во флористическом отношении. В региональной флоре Курьинского кряжа практически отсутствуют специфические или характерные для данной территории таксоны. По таксономической структуре и соотношению географических элементов эту региональную флору можно отнести к типу бореальных флор, а территорию, занимаемую ею, включить в состав Анюйской провинции Бореальной флористической области.

Летом 1990 г. авторы проводили исследования в северо-восточной части Юкагирского плоскогорья близ водораздела бассейнов рек Омолон и Большой Анюй. На крупно- и среднемасштабных картах эта территория именуется Курьинским кряжем (по наименованию соседней р. Курья). Исследования проводились на территории площадью около 1000 км^2, простирающейся к северу от пос. Мандриково на р. Омолон. Район работ представляет собой цепь невысоких горных гряд с примыкающими к ним долинами правых притоков р. Омолон (бассейны рек Курьячан и Насончик). Максимальные высотные отметки на водоразделе 800—1000, а на днищах долин — 150—350 м над ур. м.

На большей части территории района преобладают лесотундровые ландшафты. Лесные сообщества (лиственничники с *Larix cajanderi*) занимают преимущественно дренированные склоны и террасы долин, а днища долин и верхние части сопок и гребней обычно безлесны и покрыты травяно-кустарниковой растительностью. В прирусловой зоне рек и ручьев неширокой полосой размещаются участки пойменных лиственничников, небольшие рощицы чозений (*Chosenia arbutifolia*), заросли крупнокустарниковых ив (*Salix schwerinii*, *S. boganidensis*, *S. anadyrensis*) и ольховника (*Alnus fruticosa*). На дренированных южных склонах сопок нередки заросли кедровника, местами чередующиеся с лугово-степными группировками, в составе которых наиболее характерны *Carex pediformis*, *Allium strictum*, *Stellaria peduncularis*, *Pulsatilla multifida*, *Sedum aizoon*, *Potentilla nudicaulis*, *Cnidium cnidiifolium*, *Phlox sibirica*, *Campanula langsdorffiana* и др. По днищам долин и на пологих склонах абсолютно доминируют бугорковатые травяно-кустарниковые тундры, в которых чаще других преобладают *Eriophorum vaginatum*, *Betula exilis*, *Salix pulchra*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*. В сырых депрессиях долин обычны сообщества с обилием *Eriophorum polystachyon*, *Chamaedaphne calyculata*, *Carex stans*. На более дренированных участках долин, особенно в местах, подвергшихся действию пожаров, часто отмечаются своеобразные травяно-кустарничковые группировки, в которых отдельно растущие кусты ив и куртины ерника довольно равномерно рассеяны на фоне разреженного травостоя, где доминируют *Arctagrostis arundinacea*, *Calamagrostis neglecta*, *Petasites frigidus* и др.



Район работ.

Пункты, в которых отрабатывались локальные флоры, *1* — р. Насончик, *2* — р. Курьячан — среднее течение, *3* — р. Курьячан — верховья. Штриховой линией обозначена граница района работ.

Верхние части гребней и отдельно стоящих сопок, как правило, заняты кустарничковыми тундрами, где преобладают эрикоидные кустарнички в сочетании с травами и мохово-лишайниковыми синузиями. Набор видов травянистых растений крайне скуден. Чаще других здесь отмечаются *Hierochloë alpina*, *Arctagrostis arundinacea*, *Poa glauca*, *Festuca brachyphylla*, *Carex melanocarpa*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Tofieldia coccinea, Polygonum tripterocarpum, Minuartia obtusiloba, Anemone sibirica, Saxifraga cernua, Potentilla crebridens, P. uniflora, Artemisia arctica, Saussurea tilesii, Crepis chrysantha.*

Территория локальной флоры «Р. Насончик» (ЛФ-1) охватывает бассейн среднего и нижнего течения р. Насончик (см. рисунок) и включает в себя долину реки с притоками до водоразделов с соседними реками, занимая площадь около 350 км^2 в непосредственной близости от долины р. Омолон. Территория локальной флоры «Р. Курьячан — среднее течение» (ЛФ-2) включает в себя долину и притоки р. Курьячан в ее среднем течении с водоразделами смежных рек общей площадью около 400 км^2. Наконец, территория локальной флоры «Р. Курьячан — верховья» (ЛФ-3) охватывает бассейн верхнего течения р. Курьячан с притоками и ее водораздел с реками Баёково, Эльгычан и Хетачан в западной части Курьинского кряжа общей площадью около 300 км^2.

Сравнительно монотонный рельеф, небольшое разнообразие экотопов в исследованном районе и отсутствие специфических типов местообитаний, несомненно, являются факторами, определяющими относительную бедность здешних локальных флор и региональной флоры в целом. Различия в видовом составе трех локальных флор достаточно отчетливо иллюстрируют заметное обогащение флоры по мере приближения к долине р. Омолон в основном за счет увеличения разнообразия бореальных элементов. Максимальная обедненность флор наблюдается на водоразделе рек Омолон и Большой Анюй, что, по-видимому, связано с изолированностью безлесных гребней и вершин от расположенных севернее и восточнее тундровых пространств, населенных достаточно богатой

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав локальных флор Курьинского кряжа

Виды	Локальные флоры		
	«Р. Насончик» ЛФ-1	«Р. Курьячан — среднее течение» ЛФ-2	«Р. Курьячан — верховья» ЛФ-3
Woodsia ilvensis (L.) R. Br.	+	—	—
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	+	—	—
Dryopteris fragrans (L.) Schott.	+	—	+
Gymnocarpium continentale (V. Petrov) Pojark.	+	—	—
Botrichium lunaria (L.) Sw.	+	—	—
Equisetum arvense L.	+	+	+
E. fluviatile L.	+	—	—
E. pratense L.	—	+	—
E. scirpoides Michx.	+	+	+
E. variegatum Schleich.	+	—	+
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.	+	+	—
Larix cajanderi Mayr	+	+	+
Pinus pumila (Pall.) Regel	+	+	+
Juniperus sibirica Burgsd.	+	+	+
Sparganium hyperboreum Laest.	+	+	—
Potamogeton subsibiricum Hagstr.	+	—	—
P. tenuifolius Rafin.	+	—	—
Hierochloё alpina (Sw.) Roem. et Schult.	+	+	+
Alopecurus aequalis Sobol.	+	—	—
A. glaucus Less.	+	+	—
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal.	+	+	+
Agrostis kudoi Honda	—	+	—
A. anadyrensis Socz.	+	+	+
Calamagrostis holmii Lange	+	+	+
C. lapponica (Wahl.) C. Hartm.	+	+	—
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., C. A. Mey. et Scherb.	+	+	+
C. purpurea (Trin.) Trin.	+	+	+
C. purpurascens R. Br.	+	+	+
Trisetum molle Kunth	+	+	+
T. spicatum (L.) Richt.	+	—	+
Poa alpigena (Blytt) Lindm.	+	+	+
P. arctica R. Br.	+	+	+
P. glauca Vahl	+	+	+
P. pratensis L.	+	+	+
P. sibirica Roshev.	+	+	—
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	+	+	+
Festuca altaica Trin	+	+	+
F. brachyphylla Schult. et Schult. f.	+	+	+
F. rubra L. s. l.	+	+	—
Bromus arcticus Shear	+	—	—
B. pumpellianus Scribn.	+	+	+
Elytrigia jacutorum (Nevski) Nevski	+	—	—
Roegneria borealis (Turcz.) Nevski	+	+	+
R. confusa (Roshev.) Nevski	+	—	—
R. macroura (Turcz.) Nevski	+	+	+
R. scandica Nevski	+	—	—
Eryophorum polystachyon L.	+	+	+
E. brachyantherum Trautv. et Mey.	+	—	—
E. russeolum Fries	+	—	—
E. scheuchzeri Hoppe	+	+	+
E. vaginatum L.	+	+	+
Carex appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük.	+	+	+
C. chordorrhiza Ehrh.	+	—	—
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth.	+	—	+
C. globularis L.	+	+	+
C. limosa L.	+	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Локальные флоры		
	«Р. Насончик» ЛФ-1	«Р. Курьячан — среднее течение» ЛФ-2	«Р. Курьячан — верховья» ЛФ-3
Carex lugens H. T. Holm	+	+	+
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	—	+	—
C. norvegica Retz.	—	+	—
C. pediformis C. A. Mey.	+	—	—
C. rostrata Stokes	+	—	—
C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	+	+	+
C. concolor R. Br. (*C. stans* Drej.)	+	—	—
C. supina Wahl. subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.	+	—	—
C. vaginata Tausch	+	+	+
Juncus leucochlamys Zing. ex V. Krecz.	+	—	—
Luzula confusa Lindb.	—	—	+
L. multiflora (Retz.) Lej. s. l.	+	+	+
L. nivalis (Laest.) Spreng.	+	+	+
L. rufescens Fisch.	+	+	—
Tofieldia coccinea Richards.	—	—	+
T. pusilla (Michx.) Pers.	—	—	+
Veratrum oxysepalum Turcz.	+	+	+
Allium strictum Shrad.	+	+	—
Smilacina trifolia (L.) Desf.	+	—	—
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	+	+	—
Salix bebbiana Sarg.	+	+	—
S. boganidensis Trautv.	+	+	—
S. glauca L.	+	+	+
S. hastata L.	+	+	+
S. krylovii E. Wolf	+	+	+
S. myrtilloides L.	+	+	—
S. pulchra Cham.	+	+	+
S. anadyrensis Flod.	—	+	+
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	+	—	+
S. schwerinii E. Wolf.	+	+	+
Betula exilis Sukacz.	+	+	+
B. extremiorientalis Kuzen. et V. Vassil.	+	—	—
B. middendorffii Trautv. et C. A. Mey.	+	+	+
Alnus fruticosa Rupr.	+	+	+
Rumex acetosella L.	—	+	—
R. sibiricus Hult.	+	+	—
Polygonum tripterocarpum A. Gray	+	+	+
P. viviparum L.	+	+	+
Chenopodium album L.	—	+	—
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	—	—	+
Stellaria ciliatosepala Trautv.	+	+	+
S. fischerana Sér.	—	+	+
S. peduncularis Bunge	+	+	+
S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir.	—	—	+
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	—	—	+
C. jenisejense Hult.	+	+	—
Minuartia arctica (Stev. et Sér.) Graebn.	+	—	+
M. biflora (L.) Schinz. et Tell.	—	—	+
M. obtusiloba (Rydb.) Hause	—	—	+
M. verna (L.) Hiern.	+	—	+
Arenaria tschuktschorum Regel	+	+	+
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	+	+	+
Lychnis sibirica L. subsp. *samojedorum* Sambuk	—	—	+
Gastrolychnis angustiflora Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm.et Kozhanczikov	+	+	—
Dianhus repens Willd.	+	+	+
Caltha arctica R. Br.	+	+	+
C. natans Pall. ex Georgi	+	—	—
C. palustris L.	—	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Локальные флоры		
	«Р. Насончик» ЛФ-1	«Р. Курьячан — среднее течение» ЛФ-2	«Р. Курьячан — верховья» ЛФ-3
Trollius chartosepalus Schipcz.	+	—	+
Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp.	+	—	—
D. brachycentrum Ledeb. s. l.	—	+	—
Aconitum productum Reichenb.	+	+	+
Anemone richardsonii Hook.	+	+	+
A. ochotensis (Fisch. ex Pritz.) Juz.	—	+	—
A. sibirica L.	+	+	+
Pulsatilla multifida (G. Pritz.) Juz.	+	+	+
P. dahurica (Fisch. ex DC.) Spreng.	+	+	+
Ranunculus affinis R. Br.	+	+	—
R. gmelinii DC.	+	+	+
R. lapponicus L.	+	—	—
R. auricomus L. s. l.	+	—	—
Papaver detritophilum Petrovsky	+	+	—
Corydalis sibirica Pers.	+	+	—
Descurainia sophioides (Fisch.) O. E. Schulz	+	+	—
Erysimum hieracifolium L.	+	+	—
E. pallasii (Pursh) Fern.	—	—	+
Rorippa palustris (L.) Bess.	+	+	—
Cardamine hyperborea O. E. Schulz	—	—	+
C. pratensis L.	+	+	+
Arabis umbrosa Turcz.	+	+	—
Parrya nudicaulis (L.) Regel	—	—	+
Ermania parryoides Cham. ex Botsch.	—	—	+
Draba cinerea Adams	+	+	+
D. hirta L.	+	+	+
Sedum aizoon L.	+	—	—
Saxifraga cernua L.	+	—	—
S. funstonii (Small) Fedde	+	+	+
S. radiata Small	+	—	—
S. hieracifolia Waldst. et Kitag.	+	+	+
S. nelsoniana D. Don	+	+	+
S. nivalis L.	+	—	—
Chrysosplenium alternifolium L.	+	+	—
C. tetrandrum (Lund.) Th. Fries	+	—	+
Parnassia palustris L.	+	+	+
Ribes triste Pall.	+	+	+
Spiraea salicifolia L.	+	+	—
S. stevenii Rydb.	—	+	—
Rubus arcticus L.	+	+	+
R. chamaemorus L.	+	+	+
R. sachalinensis Levl.	+	+	—
Penthaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz	+	+	+
Comarum palustre L.	+	+	+
Potentilla anjuica Petrovsky	—	+	—
P. crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz.	+	—	+
P. arenosa (Turcz.) Juz.	+	—	—
P. stipularis L.	+	+	+
P. nudicaulis Willd. ex Schleht.	+	—	—
P. uniflora Ledeb.	—	—	+
Dryas punctata Juz.	+	+	+
Sanguisorba officinalis L.	+	+	—
Rosa acicularis Lindl.	+	+	+
Astragalus alpinus L. s. str.	+	+	+
A. frigidus (L.) A. Gray subsp. *parviflorus* (Turcz.) Hult.	+	+	+
A. schelichowii Turcz.	+	+	+
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz. et Thell. s. l.	+	+	+
Lathyrus pilosus Cham.	+	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Локальные флоры		
	«Р. Насончик» ЛФ-1	«Р. Курьячан — среднее течение» ЛФ-2	«Р. Курьячан — верховья» ЛФ-3
Vicia multicaulis Ledeb. s. l.	+	+	—
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	+	+	+
Viola epipsiloides A. et D. Löve	—	+	+
Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem.	+	+	+
Chamerion angustifolium (L.) Scop.	+	+	+
C. latifolium (L.) Th. Fries et Lange	+	+	+
Hippuris vulgaris L.	+	—	—
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.	—	+	—
Pachypleurum alpinum Ledeb.	+	—	—
Pyrola grandiflora Radius	+	+	+
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	+	+	+
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	+	+	+
Cassiope tetragona (L.) D. Don	—	—	+
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	+	+	+
Arctous alpina (L.) Nieden.	+	+	+
A. erythrocarpa Small	+	+	—
Vaccinium vitis-idaea L. s. l.	+	+	+
V. uliginosum L. s. l.	+	+	+
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	+	+	+
Androsace septentrionalis L.	+	+	—
Gentiana barbata Froel.	+	+	—
G. tenella Rottb.	+	+	—
Gentianella acuta (Michx.) Hit.	—	+	—
Polemonium boreale Adams	+	+	+
Phlox sibirica L.	+	—	—
Myosotis asiatica (Vesterg.) Schischk. et Serg.	+	+	—
Dracocephalum palmatum Steph. ex Willd.	+	—	+
Thymus oxyodontus Klok.	+	—	—
Castilleja pallida L.	+	+	+
Pedicularis adamsii Hult.	+	—	+
P. labradorica Wirsing	+	+	+
P. lapponica L.	+	+	+
P. sceptrum-carolinum L.	+	+	—
P. sudetica Willd. subsp. *interioroides* Hult.	+	+	+
Pinguicula villosa L.	—	—	+
Galium boreale L.	+	+	+
G. densiflorum Ledeb.	+	—	—
G. trifidum L.	+	+	—
Linnaea borealis L.	+	+	—
Adoxa moschatellina L.	+	+	—
Valeriana capitata Pall.	+	+	—
Campanula langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et C. A. Mey.	+	+	+
Aster sibiricus L.	+	+	—
Erigeron acris L.	+	+	+
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	+	—	—
A. friesiana (Trautv.) Ekman	+	+	+
Ptarmica camtschatica (Rupr. ex Heimer) Kom.	+	+	—
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	+	+	+
Artemisia arctica Less.	+	+	+
A. dracunculus L.	+	—	—
A. leucophylla (Bess.) Turcz. et Clarke	+	+	+
Petasites frigidus (L.) Fries	+	+	+
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	+	+	+
A. iljinii (Maguire) Iljin	+	+	+
Senecio congestus (R. Br.) DC.	+	+	—
Saussurea oxyodonta Hult.	+	+	+
S. tilesii Ledeb.	—	—	+
Lactuca sibirica (L.) Benth. ex Maxim.	+	+	—

Виды	Локальные флоры		
	«Р. Насончик» ЛФ-1	«Р. Курьячан — среднее течение» ЛФ-2	«Р. Курьячан — верховья» ЛФ-3
Taraxacum macilentum Dahlst.	+	+	—
T. ceratophorum (Ledeb.) DC.	+	—	+
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	—	—	+

Примечание. Названия видов приводятся по сводке С. К. Черепанова (1981) и «Арктической флоре СССР» (1960—1987).

флорой. В табл. 1 определенно прослеживаются детали процессов обеднения и обогащения флоры в разных частях района.

На фоне имеющихся данных о богатстве локальных и региональных флор северотаежных и лесотундровых территорий исследованный нами район представляется крайне бедным во флористическом отношении. Полоса предтундровых лесов и редколесий во многих районах северной Евразии отличается бедной флорой, и в данном случае мы имеем конкретный и весьма показательный пример подобной ситуации.

Соотношение широтных географических элементов во флоре Курьинского кряжа дает основание отнести ее к флорам бореального типа, поскольку виды бореальной фракции заметно преобладают, составляя 45% всей флоры.

Соотношение широтных элементов в локальных флорах демонстрирует отчетливую тенденцию к бореализации флоры при приближении к долине р. Омолон и при снижении гипсометрических уровней территорий. Если виды бореальной фракции в ЛФ «Р. Курьячан — верховья» составляют 34.8, то ЛФ «Р. Курьячан — среднее течение» и «Р. Насончик» — соответственно 47.6 и 49.7%. В то же время доля видов арктической фракции заметно снижается (табл. 2). Иными словами, гипоарктическая по своим пропорциям ЛФ «Р. Курьячан — верховья» сменяется на более низкогорных территориях флорами бореальными, видовое богатство которых возрастает по мере приближения к долине р. Омолон главным образом за счет появления тривиальных лесных и лесо-луговых видов.

Таксономическая структура рассматриваемой региональной флоры во многом сходна со структурами многих других флор, исследованных в полосе лесотундры и северных редколесий на северо-востоке Азии.

В числе 5 ведущих семейств (табл. 3) особо следует отметить сем. *Rosaceae*. Обилие его представителей в локальных и региональных флорах — характерная черта лесотундровых территорий Западной Чукотки и Восточной Якутии. Однако 4-е место в первой десятке семейств в данном случае определяется не столько большим числом видов розоцветных, сколько более слабым представительством во флоре видов семейств *Caryophyllaceae*, *Salicaceae*, *Brassicaceae*. Такое соотношение среди ведущих семейств характерно для флор Бореальной области (Толмачев, 1974). Неожиданно низким оказалось число видов *Fabaceae*, и это семейство не входит в число ведущих в данной флоре (оно делит 11—12-е места с сем. *Scrophulariaceae*), что более характерно для региональных флор Арктической области (Толмачев, 1974).

Как таксономическая структура, так и географический спектр флоры Курьинского кряжа указывают на ее промежуточный характер: в ней одновременно сочетаются признаки флор бореальной и арктической.

Что касается соотношения долготных географических элементов в данной региональной флоре, то их пропорции ближе всего к таковым у лесотундровых флор Западной Чукотки.

Заметным отличием от лесотундровых флор (ср. Заславская, Петровский, 1989) может считаться резкое увеличение числа видов евразиатской группы —

ТАБЛИЦА 2

Соотношение видов в географических группах локальных флор и региональной флоры Курьинского кряжа

Географические группы	Локальные флоры			Региональная флора
	«Р. Насончик»	«Р. Курьячан — среднее течение»	«Р. Курьячан — верховья»	
Долготные				
Циркумполярная	$\frac{79}{40.1}$	$\frac{60}{36.1}$	$\frac{52}{38.5}$	$\frac{88}{37.8}$
Восточносибирская	$\frac{22}{11.2}$	$\frac{17}{10.2}$	$\frac{17}{12.2}$	$\frac{26}{11.2}$
Восточносибирско-западноамериканская	$\frac{15}{7.6}$	$\frac{15}{9.0}$	$\frac{9}{6.7}$	$\frac{21}{9.0}$
Евразиатская	$\frac{16}{8.1}$	$\frac{14}{8.4}$	$\frac{5}{3.7}$	$\frac{17}{7.3}$
Сибирско-американская	$\frac{14}{7.1}$	$\frac{13}{7.9}$	$\frac{11}{8.2}$	$\frac{16}{6.9}$
Евразиатско-западноамериканская	$\frac{13}{6.6}$	$\frac{13}{7.9}$	$\frac{10}{7.4}$	$\frac{14}{6.0}$
Сибирская	$\frac{8}{4.1}$	$\frac{6}{3.6}$	$\frac{6}{4.4}$	$\frac{12}{5.1}$
Восточносибирско-американская	$\frac{10}{5.1}$	$\frac{6}{3.6}$	$\frac{6}{4.4}$	$\frac{11}{4.7}$
Сибирско-западноамериканская	$\frac{10}{5.1}$	$\frac{9}{5.5}$	$\frac{6}{4.4}$	$\frac{10}{4.3}$
Чукотско-охотская	$\frac{6}{3.0}$	$\frac{6}{3.6}$	$\frac{5}{3.7}$	$\frac{9}{3.9}$
Чукотско-западноамериканская	$\frac{3}{1.5}$	$\frac{6}{3.6}$	$\frac{7}{5.2}$	$\frac{8}{3.4}$
Чукотско-американская	$\frac{1}{0.5}$	$\frac{1}{0.6}$	$\frac{1}{0.7}$	$\frac{1}{0.4}$
Всего	$\frac{197}{100.0}$	$\frac{166}{100.0}$	$\frac{135}{100.0}$	$\frac{233}{100.0}$
Широтные				
Бореальная	$\frac{50}{25.4}$	$\frac{38}{22.9}$	$\frac{18}{13.3}$	$\frac{56}{24.0}$
Арктобореальная	$\frac{48}{24.4}$	$\frac{41}{24.7}$	$\frac{29}{21.5}$	$\frac{49}{21.0}$
Гипоарктомонтанная	$\frac{38}{19.3}$	$\frac{35}{21.1}$	$\frac{32}{23.7}$	$\frac{45}{19.3}$
Гипоарктическая	$\frac{30}{15.2}$	$\frac{27}{16.3}$	$\frac{20}{14.8}$	$\frac{36}{15.5}$
Арктическая	$\frac{15}{7.6}$	$\frac{14}{8.4}$	$\frac{20}{14.8}$	$\frac{26}{11.2}$
Арктоальпийская	$\frac{16}{8.1}$	$\frac{11}{6.6}$	$\frac{16}{11.9}$	$\frac{21}{9.0}$

Примечание. В числителе — число видов, в знаменателе — % от общего числа видов каждой флоры.

черта, характерная для бореальных флор севера Восточной Сибири. Как видно, и в данном случае проявляется переходный, пограничный характер флоры, индицирующий постепенное усиление признаков восточно-сибирских бореальных флор и одновременное ослабление черт, присущих арктическим и гипоарктическим флорам Чукотской провинции. Аналогичная ситуация отме-

ТАБЛИЦА 3

Ведущие семейства и роды в региональной флоре Курьинского кряжа

Семейства	Число видов	Роды	Число видов
Poaceae	30	*Carex*	15
Cyperaceae	20	*Salix*	10
Asteraceae	20	*Saxifraga*	6
Rosaceae	16	*Potentilla*	6
Ranunculaceae	16	*Poa*	5
Caryophyllaceae	15	*Pedicularis*	5
Salicaceae	11		
Brassicaceae	10		
Saxifragaceae	10		
Ericaceae	8		
Всего	156		
В % от всей флоры	67		

чена в нескольких районах на юго-западе Анюйского нагорья (Заславская, Петровский, 1989).

Таким образом, небольшая региональная флора Курьинского кряжа представляет собой пример в высокой степени обедненного варианта бореальной флоры восточносибирского типа.

В соответствии с этим обследованная нами территория Курьинского кряжа в системе флористического районирования должна быть отнесена к Анюйской провинции Бореальной области (ср.: Юрцев, 1974), что подтверждается наличием здесь характерных для северной части Анюйской провинции таксонов: *Arenaria tschuktschorum, Trollius chartosepalus, Papaver detritophilum, Ermania parryoides, Sedum aizoon, Potentilla anjuica*, которые встречаются как флористические раритеты. Характер их произрастания указывает на реликтовую природу их изолированных и малочисленных популяций. Можно предположить, что это связано с активной позицией лесной растительности в данном регионе в течение нескольких последних тысячелетий. Кроме того, многие факты указывают на перемещение к северу границы леса и лесных форпостов в пределах Курьинского кряжа и в настоящее время. Принимая эту точку зрения, мы можем рассматривать региональную флору Курьинского кряжа как историческое производное эволюции местного горнолесотундрового флористического комплекса в северотаежный.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1960—1987. Т. 1—10. — *Заславская Т. М., Петровский В. В.* К флоре северных отрогов Анюйского хребта (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 168—183. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 IV 1993

SUMMARY

Composition of regional flora of the north-eastern part of Yukagir Plateau numbering 233 species of higher plants is analysed. This analysis and comparison with the floras of the adjacent regions enable us to relate this area to the Boreal floristic region.

УДК 581.9(571.651)

© 1994

Б. А. Юрцев, А. Е. Катенин, Г. С. Резванова

ТРИ ЛОКАЛЬНЫЕ ФЛОРЫ КАРБОНАТНЫХ ЛАНДШАФТОВ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

B. A. YURTSEV, A. E. KATENIN, G. S. REZVANOVA. THREE LOCAL FLORAS OF CARBONATE LANDSCAPES IN THE NORTH-EASTERN PART OF THE CHUKOTKA PENINSULA

Приведен сводный список (397 видов и подвидов) трех локальных флор на северо-востоке Чукотского п-ова, в районе обширных выходов палеозойских карбонатных пород, с энклавами южнотундровой кустарниковой растительности. Изучались следующие территории с востока на запад: нижнее течение р. Утавеем (244 вида и подвида), район впадения р. Вытгываям в р. Чегитун (265 видов и подвидов), район Пучьэвеемских холодных минеральных источников в западной части бассейна р. Чегитун (338 видов и подвидов). Кратко охарактеризованы физико-географические условия и некоторые особенности растительности на территории каждой из изученных флор.

В связи с российско-американской программой создания международного парка «Берингия» в июле—августе 1991 г. авторы провели флористическое обследование северной части бассейнов двух соседних рек — Утавеем и Чегитун на северо-востоке Чукотского п-ова. Район работ приурочен к самому крупному на полуострове северному массиву выходов карбонатных палеозойских горных пород с весьма самобытной флорой, изобилующей реликтами континентальных и иных фаз истории Берингии (Юрцев, 1973, 1974, 1986). Район примечателен также широким распространением не только в поймах, но и на террасах долин и склонах невысоких гор сообществ кустарниковых ив (Секретарева, 1979, 1982, 1988), представляющих собой энклавы южных гипоарктических тундр на фоне средних гипоарктических тундр, господствующих на Чукотском п-ове (Юрцев, 1973, 1974; Katenin, 1990).

Сотрудники лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН с 1970 по 1978 г. обследовали несколько локальных флор (ЛФ) в пределах этого природного региона: 1) район среднего течения р. Утавеем (1970 г.); 2) район устья р. Чегитун (1971 г.); 3) район впадения в р. Чегитун двух левых притоков — Путукунейвеем и Гуйгувеем (1972 г.) (Юрцев и др., 1972, 1973, 1975); 4) район впадения в р. Чегитун крупного левобережного притока — р. Гэчмымкен (1978 г.) (Катенин, 1993). Значительная часть флористических находок из этих пунктов нашла отражение в более поздних выпусках «Арктической флоры СССР» (1960—1987). В результате работ, проведенных нами в районе палеозойских выходов в бассейнах рек Чегитун и Утавеем, мы пришли к выводу о целесообразности продолжения флористических исследований в этом уникальном регионе.[1] В 1991 г. с этой целью был создан отряд из сотрудников ВНИИприрода Минэкологии СССР и БИН АН СССР. В полевом изучении флоры сосудистых растений, кроме авторов данной статьи, принимали участие сотрудники ВНИИприрода О. А. Дружинина (антропогенно нарушенные экотопы) и Н. В. Вехов (водные растения).

---

[1] При функциональном зонировании российской части международного парка «Берингия» бассейн р. Чегитун почти целиком рекомендован для включения в заповедную зону.

Были обследованы следующие участки.

I. Район нижнего течения р. Утавеем («Нижний Утавеем»): субширотный участок долины протяженностью 5 км, широной 3 км, приуроченный к тектоническому желобу, а также прилегающие с северо-востока участки приморского кряжа (включая гору Гынрон высотой 233 м над ур. м.), разделенные на гряды долиной ручья (протяженностью свыше 10 км) — левого притока р. Утавеем. Обнажения известняков занимают ограниченную площадь в западной части обследованного участка. Значительные контуры ивняков приурочены к укрытым от ветров с океана, дренированным высоким пойменным террасам, среди них — рощицы древовидной ивы *Salix alaxensis* до 4—5 м выс. Кустарниковые сообщества с господством *S. pulchra* и (или) *S. lanata* subsp. *richardsonii* (последний подвид на более основных субстратах) характерны для хорошо или избыточно увлажненных, слабее защищенных от ветра склонов гряд с хорошим снеговым укрытием. Значительные площади в долинах и на склонах гряд занимают рыхлые четвертичные отложения со смесью карбонатного и кислого материала с кочкарными пушицевыми и осоково-кустарничковыми сообществами. Скальные обнажения распространены слабо. Продолжительность обследования — с 24 VII по 5 VIII (А. Е. Катенин, Г. С. Резванова при участии Н. В. Вехова).

II. Район впадения в р. Чегитун ее нижнего правого притока — р. Вэтгываям («Вэтгываям»), в 30 км к северо-западу от предыдущего участка. Территория включает в себя обширную долину р. Вэтгываям протяженностью 5 км вверх от устья шириной до 10 км (по 5 км с каждого берега), приуроченную к северо-западному окончанию того же тектонического желоба; правобережье р. Чегитун на 3 км вниз и 7 км вверх по течению от устья р. Вэтгываям; небольшой участок левобережья р. Чегитун напротив устья р. Вэтгываям; прилегающие пологие западные и юго-западные склоны Приморского кряжа; восточные склоны гор к западу от р. Вэтгываям. В рельефе преобладают низкогорья со сглаженными вершинами до 300 м над ур. м. и с выходами палеозойских карбонатных пород, местами круто обрывающимися к долинам рек Чегитун и Вэтгываям. Долина р. Чегитун характеризуется многочисленными известняковыми скалами и останцами. В юго-западной части района расположены гранитоидный массив и выходы глинистых сланцев и алевролитов высотой до 500 м над ур. м. Высокие террасы широкой долины р. Вэтгываям сложены рыхлой четвертичной толщей смешанного состава и на плоских поверхностях одеты кислыми органогенными подушками с ацидофитной тундровой и тундрово-болотной растительностью. Защищенный от господствующих зимой и летом северных и северо-восточных ветров приморским кряжем (к которому относится и гора Эргынай) район характеризуется очень широким распространением пойменных и внепойменных зарослей и мозаичных сообществ кустарниковых ив, из которых наибольшую роль играет *Salix lanata* subsp. *richardsonii* в поймах; на сухих пойменных террасах примечательно присутствие низких кустарников преимущественно американского вида *S. brachycarpa* subsp. *niphoclada*. Продолжительность обследования — с 6 по 20 VIII (А. Е. Катенин при участии О. А. Дружининой, Н. В. Вехова, бриолога О. М. Афониной, лихенолога И. И. Макаровой).

III. Окрестности Пучьэвеемских холодных минеральных источников («Пучьэвеем») — в нижнем течении р. Пучьэвеем, левого притока р. Гэчмымкен и ее среднем течении, около 30 км к западу от устья р. Вэтгываям. Пучьэвеемские ключи находятся в 40 км от берега моря, на северо-западной окраине Чегитунской впадины, ограниченной с запада хр. Тенианый (с вершиной 967 м над ур. м. — гора Бол. Кымыней), а с севера — некарбонатными горами высотой около 650 м над ур. м. Кустарниковая растительность представлена здесь несколькими крупными контурами на южных и юго-восточных подножиях увалов, скатах высоких террас и в песчаной пойме р. Пучьэвеем (*Salix lanata* subsp. *richardsonii*, на заболоченных террасах — *S. pulchra*, в пойме — также *S. alaxensis*). В западной и северной частях обследованного участка протяженностью 10 км с запада на восток и 5 км с севера на юг кустарниковые ивняки выклиниваются, хотя за высокими перевалами на севере и северо-востоке по обе стороны от хр. Тенианый они (в основном из *Salix pulchra*) вновь играют заметную роль в ландшафте межгорных котловин. Горы имеют сглаженные очертания, плоские вершины и редко превышают абсолютную отметку 300 (400) м над ур. м.; выходы известняков и карбонатных сланцев (с интрузиями габброидов) составляют около половины обследованной площади низкогорья, другая половина приходится на кислые осадочные породы (песчаники, алевролиты) и массивы гранитоидов с заметным содержанием основных минералов (не крайне кислых). На низких поднятиях гранитоидов местами образуются скопления рухляковых останцов со специфическим набором криоксерофитов (*Eritrichium tschuktschorum*, *Draba stenopetala*, *Potentilla villosula* subsp. *congesta*, *Smelowskia jurtzevii*, ацидофильный экотип *Astragalus tugarinovii*, *Calamagrostis* sp. и др.). Значительные площади занимают также рыхлые четвертичные отложения (пойменные, водно-ледниковые, моренные) обычно смешанного состава. Флора ближайших окрестностей холодных минеральных источников практически лишена термофильных элементов, но обогащена хионофильными и гемихионофильными травами. В расширении долины р. Пучьэвеем, в месте впадения нескольких ключей, образующих общую дельту, зимой формируется обширная наледь с признаками грунтового засоления; здесь концентрируются многие арктические виды, в том числе арктические приморские галофиты (*Puccinellia tenella*, *P.* × *beringensis*, *Salix ovalifolia* и др.), хионофиты, а на галечниках — арктические виды *Draba*. Продолжительность обследования — с 20 по 28 VIII (А. Е. Катенин и Б. А. Юрцев при участии Н. В. Вехова).

Несмотря на указанные различия природных условий трех обследованных участков, их растительному покрову свойственно немало общих черт, связанных с принадлежностью к единой фитохории и с чередованием в районе каждой локальной флоры протяженных выходов карбонатных и кислых горных пород, а также пород среднего или смешанного состава. Своеобразие флористического состава растительности на востоке Чукотского п-ова в зависимости от основности субстрата отчасти характеризовалось в других публикациях участников ботанических исследований на Чукотке Полярной экспедиции БИН РАН (Юрцев, 1974, 1977; Баландин, Разживин, 1980), в том числе специально посвященных сообществам кустарниковых ив (Секретарева, 1988). Каждая из трех названных крупных литологических разностей субстрата характеризуется своим специфическим полным (абстрактным) экологическим рядом сообществ в зависимости от прочих экологических факторов (соотношения тепла и влаги, степени выраженности зимнего снегового укрытия, механического состава субстрата, мерзлотных условий и т. д.). Кальцефитная растительность наиболее типично представлена на выходах известяков и мраморов, также на карбонатном делювии и аллювии, а на умеренно насыщенных кальцием или смешанных рыхлых субстратах — в транзитно-аккумулятивных геохимических позициях. Наиболее насыщена редкими реликтовыми видами (включая локальные эндемики и дизъюнктивные малые популяции) парциальная флора известняковых скал и сухих прогреваемых остепненных склонов, а также зоогенных нитрофитных группировок вокруг «столовых» хищных птиц, нор суслика и т. д. Большой интерес, в частности, представляют криоксерофитно-травянистые сообщества с господством *Carex macrogyna, C. petricosa, C. hepburnii, C. rupestris, Kobresia filifolia* subsp. *subfilifolia, Hedysarum mackenzii, Phlox alaskensis, Erigeron hyperboreus* и др.

Наиболее контрастирует с кальцефитными сообществами растительность выходов гранитов и кислых осадочных пород; здесь (за исключением крайних ситуаций — бесснежных вершин и мощных снежников) обычно господствуют арктоальпийские ацидофильные кустарнички (*Rhododendron camtschaticum, Salix phlebophylla, Diapensia obovata, Loiseleuria procumbens*), фоновые гипоарктические кустарнички, а также низкие кустарники *Betula exilis* и *Salix pulchra.* Гипоарктические мелкодревесные растения сохраняют свои позиции и на умеренно и слабо дренированных местообитаниях — террасах и шлейфах склонов, где рыхлые отложения кислого и даже смешанного состава перекрыты торфянистой тундровой дерниной с неглубоким залеганием вечной мерзлоты. Здесь обычно развиты кустарничково-мохово-кочкарно-пушицевые олиготрофные тундры, практически лишенные евтрофных арктоальпийских видов трав и кустарничков (эти виды на менее кислых субстратах иногда появляются в местах разрыва торфянистой дернины), и тундровые болота с господством *Carex aquatilis* subsp. *stans, C. rariflora, C. rotundata*, корневищных видов *Eriophorum.* В кочкарных тундрах на шлейфах склонов и низких седловинах значительную роль приобретает наряду с *Eriophorum vaginatum* также *Carex lugens.* В транзитно-аккумулятивных геохимических позициях — там, где торфянистая дернина маломощна и прервана регулярными пятнами или полосами хрящеватого минерального субстрата, — формируются ацидофитные сырые тундры более разнообразного состава, обогащенные такими арктоальпийскими видами, как *Carex holostoma, C. atrofusca, Baeothryon caespitosum, Scirpus maximowiczii, Primula beringensis, Saxifraga davurica* s. l., *Beckwithia chamissonis*, иногда *Carex membranacea, Eriophorum triste.*

На слабокислых горных породах и моренных отложениях смешанного состава в кустарничковых тундрах обычно сочетаются перечисленные выше олиготрофные виды кустарничков с некоторыми евтрофными (*Salix reticulata, Rhododendron parvifolium, Dryas incisa, D. chamissonis*).

Особенность ацидофитных тундр северо-востока Чукотского п-ова — отсутствие *Phyllodoce coerulea* и *Dryas punctata* subsp. *alaskensis*, местами обычных на юго-востоке полуострова. В остальном набор видов *Dryas* здесь весьма разнообразен, включает в себя морфологически различающиеся мезоморфный и ксероморфный экотипы каждого из 5 видов и характеризуется экологическим замещением доминирующих или содоминирующих видов либо экотипов на разных литологических вариантах и экотопах (Юрцев, 1984). Впрочем, специфичный для Крайне-Восточного округа *D. ajanensis* subsp. *beringensis* господствует в сухих щебнистых тундрах обдуваемых вершин как на карбонатных, так и на кислых породах. Более полную характеристику растительности обследованных трех районов мы предполагаем дать в специальной статье.

Далее приводится сводный список (см. таблицу) трех ЛФ с указанием для каждого таксона принадлежности к долготной и широтной географическим группам (Юрцев и др., 1979). Таксоны расположены по системе Энглера, латинские названия растений даны по работе Юрцева с соавт. (1979) и «Арктической флоре СССР», т. 8—10.

Всего в ЛФ «Нижний Утавеем» выявлено 244 вида и подвида (с учетом разновидностей — 246 таксонов), в ЛФ «Вэтгываям» — 265 (268 таксонов), в ЛФ «Пучьэвеем» — 338, включая 6 гибридов (345 таксонов). Общее число видов и подвидов в трех ЛФ — 397 (406 таксонов). Из приведенных величин число видов и подвидов, выявленное в ЛФ «Пучьэвеем» (где изучение флоры

Сводный список видов сосудистых растений трех локальных флор Крайне-Восточного округа Чукотской провинции

Виды	Локальные флоры			Географические группы	
	I	II	III	долготная	широтная
Woodsia ilvensis (L.) R. Br.	—	+	—	1	4
W. glabella R. Br.	—	+	—	1	4
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	+	+	—	1	5
C. dickieana R. Sim	—	+	—	1	4
Equisetum variegatum Schleich.	+	+	+	1	4
E. scirpoides Michx.	+	+	+	1	5
E. fluviatile L.	+	—	—	1	6
E. arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	+	+	+	1	3
E. pratense Ehrh.	—	+	—	14	5
Lycopodium selago L. subsp. *arcticum* Tolm.	+	—	+	1	2_1
Selaginella sibirica (Milde) Hieron	+	—	+	9	5
S. selaginoides (L.) Link	—	+	—	14	4
Sparganium hyperboreum Laest.	+	+	+	1	5
Potamogeton subretusus Hagstr.	—	+	—	11	3
P. borealis Raf.	—	+	—	10	6
P. obtusifolius Mert. et Koch	+	—	—	1	6
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	+	+	+	1	2_2
H. arctica C. Presl	—	+	+	1	4
H. pauciflora R. Br.	+	+	+	10	3
Alopecurus alpinus Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz.	+	—	+	1	2_1
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	+	+	+	1	2_2
A. arundinacea (Trin.) Beal.	+	+	+	11	4
Calamagrostis purpurascens R. Br.	—	+	+	8	3
C. arctica Vasey	—	—	+	7	2_1
C.×*kolymensis* Kom.	—	—	+	5	1
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. subsp. *neglecta*	+	—	—	1	6
C. holmii Lange	+	—	+	11	2_1
C. sp. (ex aff. *C. holmii*)	—	—	+		
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	+	+	+	1	4
C. purpurea (Trin.) Trin.	+	—	+	3	5
C. langsdorffii (Link) Trin.	—	—	+	1	5
Deschampsia sukatschewii (Popl.) Roshev.	—	+	—	12	5
D. komarovii V. Vassil.	—	—	+	5	3
D. borealis (Trautv.) Roshev.	—	—	+	10	1
D. glauca C. Hartm.	+	—	+	1	2_1
Trisetum sibiricum Rupr. subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev.	—	+	—	11	2_1
T. spicatum (L.) K. Richt.	+	+	+	1	2_2
T. sp. (ex aff. *T. spicati*)	—	—	+		
Koeleria asiatica Domin	—	+	—	11	2_1
Poa alpina L.	+	+	+	13	2_2
P. malacantha Kom.	+	+	+	7	2_2
P. malacantha Kom. var. nov.?	—	—	+		
P. arctica R. Br.	+	+	+	1	2_2
P. pratensis L.	—	—	+	1	6
P. alpigena (Blytt) Lindm. subsp. *alpigena*	—	+	+	1	4
P. alpigena subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky	—	+	+	1	2_1
P. paucispicula Scribn. et Merr.	+	+	+	9	2_2
P. pseudoabbreviata Roshev.	+	—	+	9	2_2
P. glauca Vahl	+	+	+	1	4
P. arctostepporum Probat. et Jurtz.	—	+	—	5	1
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	+	+	+	1	3
Dupontia psilosantha Rupr.	+	+	+	1	1
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	+	+	+	1	2
P. algidiformis (H. Smith) Tzvel.	—	—	+	2	1
Puccinellia tenella (Lange) Holmb.	—	—	+	1	1
P. beringensis Tzvel.	—	—	+	5	1

Продолжение таблицы

Виды	Локальные флоры			Географические группы	
	I	II	III	долготная	широтная
Puccinellia wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel. subsp. *wrightii*	+	+	+	7	1
Festuca altaica Trin.	+	+	+	9	4
F. rubra L. subsp. *rubra*	+	+	+	1	5
F. rubra subsp. *arctica* (Hack.) Govor.	+	+	+	1	2_2
F. baffinensis Polun.	—	+	+	13	2_1
F. brevissima Jurtz. subsp. *contracta* Jurtz.	—	—	+	5	2_1
F. hyperborea Holmen ex Friederiksen	—	—	+	1	2_1
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil.	+	+	+	1	2_1
F. viviparoidea Krajina ex Pavlick	—	—	+	14	2_1
F. auriculata Drob.	—	—	+	11	2_1
Bromus pumpellianus Scribn. subsp. *pumpellianus*	—	—	+	10	5
B. pumpellianus subsp. *arcticus* (Shear) Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	7	2_1
Roegneria borealis (Turcz.) Nevski	—	+	—	1?	4
R. scandica Nevski	—	—	+	1?	4
R. alascana (Scribn. et Merr.) Jurtz. et Petrovsky	—	+	+	7	3
R. villosa V. Vassil. subsp. *villosa*	—	+	+	4	2_1
R. jacutensis (Drob.) Nevski	—	+	+	9	6
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	+	+	—	4	3
L. villosissimus (Scribn.) Tzvel.	+	+	—	6	3
Eriophorum polystachion L.	+	+	+	1	5
E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Löve	+	—	+	1	1
E. russeolum Fries	—	—	+	1	3
E. medium Anderss.	+	—	+	1	3
E. scheuchzeri Hoppe	+	—	+	1	2_2
E. callitrix Cham. ex C. A. Mey.	+	—	+	10	2_1
E. brachyantherum Trautv. et Mey.	—	—	+	1	4
E. vaginatum L.	+	+	+	1	5
Scirpus maximowiczii Clarke	—	—	+	5	2_2
Kobresia sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Boeck.	—	—	+	11	2_2
K. myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.	+	+	+	1	2_2
K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz. subsp. *subgolarctica* Egor.	—	—	+	1	2_2
K. filifolia Meinsh. subsp. *subfilifolia* Egor., Jurtz. et Petrovsky	—	—	+	4?	3?
Carex rupestris All.	+	+	+	1	2_2
C. scirpoidea Michx.	+	+	+	13	3
C. hepburnii Boott	+	+	+	14	1
C. capitata L.	—	—	+	1	5
C. gynocrates Wormsk.	—	—	+	8	5
C. marina Dew.	—	—	+	1	2_2
C. tripartita All.	+	—	+	1	2_2
C. aquatilis Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult.	+	+	+	1	2_1
C. lugens H. T. Holm	+	+	+	9	3
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	+	—	+	9	4
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	+	+	+	1	2_1
C. atrofusca Schkuhr	—	+	+	1	2_2
C. misandra R. Br.	+	—	+	1	2_1
C. macrogyna Turcz. ex Steud.	—	+	+	4	2_2
C. petricosa Dew.	—	+	+	7	2_2
C. norvegica Retz.	—	—	+	1	4
C. holostoma Drej.	—	—	+	13	2_2
C. podocarpa R. Br.	+	+	+	9	4
C. nesophila H. T. Holm	+	+	+	7	2_1
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	+	+	+	3	4
C. krausei Boeck.	—	+	—	10	2_2

Продолжение таблицы

Виды	Локальные флоры			Географические группы	
	I	II	III	долготная	широтная
Carex vaginata Tausch subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch.	+	+	+	10	4
C. glacialis Mackenz.	+	+	+	1	2_2
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	+	+	+	10	4
C. rotundata Wahlenb.	+	—	+	1	4
C. membranacea Hook.	+	+	+	6	1
C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	—	+	+	10	4
Juncus biglumis L.	+	+	+	1	2_2
J. triglumis L.	—	+	+	1	2_2
J. albescens (Lange) Fern.	—	—	+	8	4
J. castaneus Smith	+	+	+	1	4
J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz. var. *borealis* Tolm.	+	+	+	9	3
J. arcticus Willd. subsp. *arcticus*	—	+	—	1	1
Luzula wahlenbergii Rupr.	+	—	+	1	3
L. confusa Lindb.	+	+	+	1	2_2
L. beringensis Tolm.	+	+	+	7	1
L. unalaschkensis (Buchenau) Satake	+	+	+	7	2_2
L. nivalis (Laest.) Spreng.	+	+	+	1	2_1
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	+	+	+	11	2_1
L. multiflora (Retz.) Lej. subsp. *sibirica* V. Krecz.	—	+	+	3	4
L. multiflora subsp. *kjellmanniana* Tolm.	+	—	—	9	5
Tofieldia pusilla (Michx.) Pers.	+	—	+	1	4
T. coccinea Richards.	—	—	+	10	2_2
Veratrum oxysepalum Turcz.	+	+	+	9	5
Allium schoenoprasum L.	+	+	—	1	5
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	+	—	+	11	2_2
Salix reticulata L.	+	+	+	1	2_2
S. polaris Wahlenb.	+	+	+	12	2_2
S. polaris × *ovalifolia*	—	—	+		
S. phlebophylla Andress.	+	+	+	7	2_1
S. phlebophylla × *arctica*	—	—	+		
S. rotundifolia Trautv. subsp. *rotundifolia*	—	+	+	7	2_1
S. rotundifolia subsp. *dodgeana* (Rydb.) Argus	—	—	+	7	2_2
S. arctica Pall.	+	—	+	1	2_1
S. sphenophylla A. Skvorts.	+	+	+	9	2_1
S. ovalifolia Trautv. subsp. *ovalifolia*	—	—	+	7	1
S. ovalifolia subsp. *glacialis* (Anderss.) Jurtz. et Petrovsky	—	—	+	7	1
S. fuscescens Anderss.	+	+	+	8	5
S. glauca L.	+	+	+	1	4
S. brachycarpa Nutt. subsp. *niphoclada* (Rydb.) Argus	—	+	—	7	3
S. chamissonis Anderss.	+	+	+	7	2_1
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	+	—	+	4	4
S. hastata L.	+	+	+	11	5
S. pulchra Cham.	+	+	+	11	3
S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	+	+	+	8	3
S. alaxensis Cov.	+	+	+	8	4
Betula exilis Sukacz.	+	+	+	9	5
Oxyria digyna (L.) Hill.	+	+	+	1	2_2
Rumex acetosa L. subsp. *pseudoxyria* Tolm.	—	—	+	4	1
R. arcticus Trautv.	+	+	+	12	3
Koenigia islandica L.	+	+	+	1	2_2
Polygonum tripterocarpum A. Gray	+	+	+	4	3
P. viviparum L.	+	+	+	1	2_2
P. bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	+	+	+	9	2_1
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	+	+	+	4	2_1
C. sarmentosa C. A. Mey.	+	—	—	7	2_2

Виды	Локальные флоры			Географические группы	
	I	II	III	долготная	широтная
Stellaria peduncularis Bunge	+	+	+	2	5
S. ciliatosepala Trautv.	+	+	+	10	3
S. edwardsii R. Br.	—	—	+	10	2_1
S. monantha Hult.	—	—	+	6?	2_2
S. fischerana Sér.	+	+	+	4	3
S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir.	+	—	+	7	2_2
S. crassifolia Ehrh.	+	+	+	1	5
Cerastium regelii Ostenf. subsp. *regelii*	+	+	+	9	1
C. jenisejense Hult.	—	—	+	12	4
C. beeringianum Cham. et Schlecht. subsp. *beeringianum*	—	—	+	10	3
C. beeringianum subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.	—	+	+	9	1
Sagina intermedia Fenzl	+	+	+	1	2_1
Minuartia verna (L.) Hiern.	—	+	—	2	4?
M. rubella (Wahlenb.) Hiern.	—	+	+	1	2_2
M. rossii (R. Br.) Graebn. subsp. *rossii*	+	—	+	13	1
M. rossii subsp. *elegans* (Cham. et Schlecht.) Rebr.	—	—	+	7	2_2
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	+	+	+	11	2_2
M. arctica (Stev. et Ser.) Graebn.	+	—	+	11	2_2
M. obtusiloba (Rydb.) Hause	—	—	+	7	2_2
M. biflora (L.) Schinz et Thell.	+	+	+	1	2_2
Arenaria capillaris Poir.	—	—	+	7	2_1
Wilhelmsia physodes (Sér.) McNeil	+	+	+	9	3
Silene stenophylla Ledeb.	—	—	+	4	2_2
S. acaulis (L.) Jacq.	+	+	+	13	2_1
Gastrolychnis angustiflora Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhan.	—	+	—	9	3
G. affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan.	—	+	+	1	2_1
G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	1	2_2
Caltha arctica R. Br.	+	+	+	11	1
Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp.	+	+	+	9	2_1
Aconitum delphinifolium subsp. *paradoxum* (Reihenb.) Hult.	+	+	+	7	1
Anemone richardsonii Hook.	+	+	+	8	3
A. parviflora Michx.	+	+	+	6	4
A. drummondii S. Wats. s. l.	+	+	+	7	2_1
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm.	—	—	+	7	2_1
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch. subsp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janch. ex Petrovsky	—	+	+	1	2_2
Ranunculus pallasii Schlecht.	+	+	+	1	1
R. gmelinii DC.	+	+	+	1	5
R. hyperboreus Rottb.	+	—	+	1	3
R. pygmaeus Wahlenb.	+	+	+	1	2_1
R. nivalis L.	+	—	+	1	2_1
R. sulphureus C. J. Phipps	—	+	+	1	2_2
R. affinis R. Br.	—	+	+	1	2_1
R. turneri Greene	+	—	—	7	1
Thalictrum alpinum L.	+	+	+	1	2_2
Papaver macounii Greene subsp. *discolor* (Hult.) Rãndel	+	+	+	7	1
P. detritophilum Petrovsky	+	+	+	5	1
P. walpolei A. E. Porsild	—	—	+	7	1
Corydalis arctica M. Pop.	+	—	—	9	2_1
Eutrema edwardsii R. Br.	—	+	+	1	2_2
Braya aenea Bunge subsp. *pseudoaenea* Petrovsky	+	+	+	5	1
B. purpurascens (R. Br.) Bunge	—	+	+	1	1

Продолжение таблицы

Виды	Локальные флоры			Географические группы	
	I	II	III	долготная	широтная
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz	—	+	+	11	3
Smelowskia jurtzevii Velitschkin	—	—	+	5	1
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.	—	+	+	10	3
Cardamine bellidifolia L.	+	—	+	1	2_2
C. digitata Richards.	+	+	+	6	1
C. hyperborea O. E. Schulz s. l.	+	+	+	7	1
C. pratensis L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz	+	+	+	1	3
Parrya nudicaulis (L.) Regel subsp. *nudicaulis*	+	+	+	12	2_2
P. nudicaulis subsp. *septentrionalis* Hult.	—	—	+	9	1?
Lesquerella arctica (Wormsk.) Wats.	+	+	+	8	2_1
Draba pilosa DC.	+	—	+	9	2_1
D. barbata Pohle	—	—	+	9	2_1
D. stenopetala Trautv.	—	—	+	7	2_1
D. pauciflora R. Br.	—	—	+	1	2_1
D. aleutica E. Ekman subsp. *arctoberingensis* Jurtz. et Petrovsky	—	+	+	5	1
D. crassifolia Graham	—	—	+	14	1
D. alpina L.	—	+	+	1	2_2
D. fladnizensis Wulf.	+	—	+	1	2_2
D. lactea Adams	—	—	+	1	1
D. pseudopilosa Pohle	+	+	+	9	1
D. nivalis Liljebl.	+	+	+	1	2_1
D. cinerea Adams	—	+	—	1	4
D. parvisiliquosa Tolm.	—	—	+	4	2_1
D. hirta L. s. l.	—	+	+	1	4
D. juvenilis Kom.	+	+	+	9	3
Cochlearia arctica Schlecht. ex DC. subsp. *arctica*	+	+	—	1	1
C. groenlandica L.	—	—	+	1	1
Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv.	+	—	—	7	4
Saxifraga oppositifolia L. subsp. *smalliana* (Engl. et Irmsch.) Hult.	+	+	+	6	2_1
S. eschscholtzii Sternb.	+	+	+	7	2_1
S. hirculus L. s. l.	+	+	+	1	5
S. serpyllifolia Pursh	+	+	+	9	2_1
S. setigera Pursh	+	+	—	9	2_2
S. stellerana Merk. ex Ser.	—	—	+	5	2_2
S. firma Litv. ex Losinsk.	+	+	+	9	2_1
S. nelsoniana D. Don	+	+	+	11	2_1
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky	+	—	+	7	2_1
S. davurica Willd. s. l.	—	—	+	4	2_2
S. calycina Sternb.	+	+	+	7	2_1
S. hieracifolia Waldst. et Kit. subsp. *hieracifolia*	—	+	+	1	2_2
S. hieracifolia subsp. *longifolia* (Engl. et Irmsch.) Jurtz. et Petrovsky	+	—	+	7	1
S. nivalis L.	+	+	+	1	2_2
S. foliolosa R. Br.	+	+	+	1	2_2
S. cernua L.	+	+	+	1	2_2
S. hyperborea R. Br.	+	+	+	1	2_1
S. cespitosa L.	—	+	+	1	2_1
Chrysosplenium tetrandrum (Lund) Th. Fries	+	+	+	13	2_1
Parnassia palustris L.	+	+	—	1	4
P. kotzebuei Cham. et Schlecht.	+	+	+	6	2_1
Spiraea beauverdiana Schneid.	+	+	—	7	4
Rubus chamaemorus L.	+	+	+	1	5
R. arcticus L.	+	+	+	12	5
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz s. l.	—	+	—	1	5

Продолжение таблицы

Виды	Локальные флоры			Географические группы	
	I	II	III	долготная	широтная
Comarum palustre L.	+	+	+	1	5
Potentilla biflora Willd.	+	+	+	7	2_1
P. anachoretica Soják	—	+	—	9	3
P. × *borealis* Soják	—	—	+	5	3
P. crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz.	—	+	—	9	4
P. arenosa (Turcz.) Juz.	—	+	—	11	5
P. jacutica Juz.	—	—	+	3	6
P. villosula Jurtz. subsp. *villosula*	+	—	—	7	1
P. villosula subsp. *congesta* Jurtz.	+	—	+	7	1
P. vulcanicola Juz.	—	—	+	5	2_2
P. subvahliana Jurtz.	+	+	+	8?	2_1
P. elegans Cham. et Schlecht.	+	+	+	9	2_2
P. hyparctica Malte subsp. *hyparctica*	+	+	+	1	2_1
P. hyparctica subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky	—	+	+	4	2_1
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene	+	—	+	6	2_1
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	+	—	+	11	2_1
Dryas ajanensis Juz. subsp. *beringensis* Jurtz.	+	+	+	7	1
D. ajanensis subsp. *beringensis* var. *viridis* Juz.	+	—	+	7	1
D. punctata Juz. subsp. *punctata* s. str.	—	—	+	12a	2_2
D. punctata subsp. *punctata* var. *cinerea* Jurtz.	—	—	+	5	1?
D. incisa Juz. var. *incisa*	+	—	+	9	2_2
D. incisa var. *cana* Jurtz.	—	+	+	4?	2_1
D. incisa × *D. punctata*	—	—	+	9	2_2
D. incisa × *D. ajanensis*	—	—	+		
D. integrifolia M. Vahl var. *integrifolia*	+	+	+	6	1
D. integrifolia var. *canescens* Simm.	—	+	+	6	1
D. chamissonis Spreng. ex Juz. var. *chamissonis*	+	+	+	6a	1
D. chamissonis var. *incana* Jurtz.	—	+	+	6a	1
D. chamissonis × *D. ajanensis* subsp. *beringensis* Jurtz.	+	—	—		
Astragalus umbellatus Bunge	+	+	+	11	2_1
A. alpinus L. subsp. *alpinys*	+	+	+	1	4
A. tugarinovii Basil. s. l.	+	+	+	9	3
Oxytropis deflexa subsp. *dezhnevii* (Jurtz.) Jurtz.	—	+	+	5	1
O. czukotica Jurtz.	+	+	+	5	2_1
O. gorodkovii Jurtz.	+	+	+	7	1
O. mertensiana Turcz.	+	—	+	11	2_1
O. maydelliana Trautv.	+	+	+	7	2_1
O. beringensis Jurtz.	—	—	+	5	1
O. semiglobosa Jurtz.	—	—	+	5	2_1
O. borealis DC.	+	+	+	7	1
Hedysarum mackenzii Richards.	—	+	+	6	1
H. americanum (Michx.) Britt.	—	+	—	6	5
H. hedysaroides (L.) Schinz et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz.	+	+	+	7	2_1
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	+	+	+	12	5
Viola epipsiloides A. et D. Löve	+	+	+	13	5
Chamerion angustifolium (L.) Holub	+	+	—	1	5
C. latifolium (L.) Holub	+	+	+	10	4
Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem.	—	+	+	1	4
E. arcticum Sam.	—	—	+	10	1
E. anagallidifolium Lam.	+	+	+	14	2_1
E. hornemannii Reichenb.	—	+	+	14	4
Myriophyllum spicatum L.	+	—	—	1	6
Hippuris vulgaris L.	+	+	+	1	5
Bupleurum triradiatum Adams ex Hoffm.	+	+	+	7	2_2
B. americanum Coult. et Rose s. l.	—	—	+	7	3
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.	—	+	—	9	5

Продолжение таблицы

Виды	Локальные флоры			Географические группы	
	I	II	III	долготная	широтная
Pachypleurum alpinum Ledeb.	—	+	—	2	2_1
Pyrola incarnata (DC.) Freyn	—	—	+	10	5
P. grandiflora Radius	+	+	+	1	3
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	+	+	+	10?	4
Rhododendron parvifolium Adams	—	+	+	4	5
R. camtschaticum Pall. subsp. *glandulosum* (Standl.) Hult.	+	+	+	7	2_1
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	+	+	+	13	2_2
Cassiope tetragona (L.) D. Don	+	+	+	1	2_1
Andromeda polifolia L. subsp. *pumila* V. Vinogr.	—	+	+	1	4
Arctous erythrocarpa Small	+	+	+	8	5
A. alpina (L.) Niedenzu	+	+	+	1	4
Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	+	+	+	1	4
V. uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange var. *microphyllum*	+	+	+	1	4
V. uliginosum subsp. *microphyllum* var. *vulcanorum* (Kom.) Jurtz.	—	—	+	1	4
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	+	+	+	9	2_2
Primula tschuktschorum Kjellm. s. str.	+	—	+	7	1
P. beringensis (Pors.) Jurtz.	—	+	+	5	1
Androsace ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.	+	+	+	7	2_1
A. chamaejasme Wulfen subsp. *arctisibirica* Korobkov	—	+	+	11?	1
A. septentrionalis L.	—	+	+	1	5
Dodecatheon frigidum Cham. et Schlecht.	+	+	+	7	2_1
Armeria arctica (Cham.) Wallr.	+	—	+	9?	2_1
Gentiana algida Pall.	+	—	+	9	2_2
G. glauca Pall.	—	—	+	9	2_2
G. tenella Rottb.	—	+	+	1	2_1
G. prostrata Haenke	+	—	—	9	4
G. propinqua Richards. subsp. *propinqua*	+	+	+	6	4
Phlox alaskensis Jordal	—	+	+	7	2_1
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	+	+	+	12	4
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge	+	+	+	2	2_2
E. aretioides (Cham.) DC. var. *aretioides*	+	+	+	7	2_1
E. aretioides var. *chamissonis* (DC.) Petrovsky	+	+	—	7	2_1
E. tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky	—	—	+	5	2_1
Myosotis asiatica (Vesterg.) Schischk. et Serg.	+	+	+	12	4
Lagotis minor (Willd.) Standl.	+	+	+	12	2_1
Castilleja elegans Malte	+	+	+	6	2_1
Pedicularis capitata Adams	+	+	+	8	2_1
P. lapponica L.	—	—	+	1	4
P. labradorica Wirsing	—	—	+	10	5
P. pennellii Hult.	+	—	—	11	3
P. verticillata L.	+	—	—	12	2_2
P. amoena Adams ex Stev.	—	—	+	3	2_2
P. langsdorfii Fisch. ex Stev.	+	+	+	6	2_1
P. lanata Cham. et Schlecht.	+	+	+	6	2_1
P. oederi Vahl	+	+	+	12	2_2
P. sudetica Willd. subsp. *interioides* Hult. s. l.	+	—	+	8	2_1
P. sudetica subsp. *interioides* Hult. var. *villosum* Jurtz.	—	+	—	4	1
P. sudetica subsp. *albolabiata* Hult.	—	—	+	8	1
Galium boreale L.	+	+	—	1	5
Linnaea borealis L.	—	+	—	12	5
Valeriana capitata Pall.	+	+	+	12	4
Campanula uniflora L.	—	+	+	13	2_1

Продолжение таблицы

Виды	Локальные флоры			Географические группы	
	I	II	III	долготная	широтная
Solidago compacta Turcz.	+	+	+	7	1
Aster sibiricus L. s. l.	+	+	+	12	5
Erigeron hyperboreus Greene	—	+	—	7	2_1
E. humilis J. Grah.	+	+	+	13	2_1
Antennaria monocephala DC.	+	—	—	7	1
A. dioiciformis Kom.	—	—	+	4	4
A. compacta Malte	—	+	+	6	1
A. friesiana (Trautv.) Ekman subsp. *friesiana*	+	+	+	8	2_1
A. friesiana subsp. *beringensis* Petrovsky	—	—	+	5	1?
Hulteniella integrifolia (Richards.) Tzvel.	+	—	+	6	2_1
Artemisia tilesii Ledeb.	+	+	+	12	2_1
A. arctica subsp. *ehrendorferi* Korobkov	+	+	+	7	2_2
A. furcata Bieb.	+	+	+	4	2_2
A. globularia Bess.	—	—	+	7	1
A. glomerata Ledeb.	+	+	+	7	2_1
A. borealis Pall. subsp. *borealis*.	+	+	+	10	4
Nardosmia frigida (L.) Hook.	+	+	+	12	5
N. glacialis Ledeb.	—	+	—	4	2_1
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	+	+	—	7	2_1
A. iljinii (Maguire). Iljin	—	+	—	3	3
Senecio resedifolius Less.	+	+	+	11	2_2
S. hyperborealis Greenm. subsp. *hyperborealis*	+	+	+	7	2_1
S. atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	+	—	—	3	2_1
S. frigidus (Richards.) Less.	+	—	+	7	2_1
S. kjellmanii A. E. Porsild	+	+	+	7	2_1
Saussurea angustifolia (Willd) DC. var. *angustifolia*	+	+	+	6	3
Taraxacum senjavinense Jurtz. et Tzvel.	—	+	—	5	1
T. sibiricum Dahlst.	+	+	+	9	2_1
T. alaskanum Rydb.	+	+	—	7	2_1
Crepis nana Richards.	—	+	—	8	2_2

Примечание. Приведены цифровые обозначения долготных и широтных географических групп.

Долготные группы: 1 — виды циркумполярные, 2 — евразиатские, 3 — сибирские, 4 — восточносибирские, 5 — чукотские, 6 — чукотско-американские, 7 — чукотско-западноамериканские, 8 — восточносибирско-американские, 9 — восточносибирско-западноамериканские, 10 — сибирско-американские, 11 — сибирско-западноамериканские, 12 — евразиатско-западноамериканские, 13 — чукотско-американско-западноевразиатские, 14 — амфиокеанические.

Широтные группы: 1 — виды арктические, 2_1 — метаарктические, 2_2 — арктоальпийские, 3 — гипоарктические, 4 — гипоарктомонтанные, 5 — арктобореальные (включая арктобореально-монтанные), 6 — бореальные (включая бореально-монтанные).

в поле проводили одновременно А. Е. Катенин и Б. А. Юрцев), по-видимому, не очень далеко от реального показателя видового разнообразия данной ЛФ. Оно характеризует последнюю как достаточно богатую, несмотря на некомплектность в ней ряда групп, в особенности видов одуванчиков (если в общем списке приведено 3 вида, то для ЛФ «Пучьэвеем» — всего 1 вид!).

Сравнительно-географический анализ трех изученных ЛФ будет дан в другой статье, где мы также рассмотрим подробнее наиболее интересные флористические находки и приведем некоторые сравнительные данные для оценки уровня видового разнообразия исследованных флор.

В заключение авторы выражают искреннюю признательность В. А. Красилову, который как директор ВНИИприрода Министерства экологии СССР оказал эффективную поддержку в проведении флористических и других исследований на территории создаваемого международного парка «Берингия»; без этой поддержки данная работа не могла бы быть выполнена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Вып. I—X. М.; Л.: Наука, 1960—1987. — *Баландин С. А., Разживин В. Ю.* Влияние снежного покрова на распределение растительности на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1719—1733. — *Катенин А. Е.* Вторая находка *Populus balsamifera* (*Salicaceae*) на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 104—112. — *Секретарева Н. А.* Сообщества кустарниковых ив на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 957—969. — *Секретарева Н. А.* Обзор сообществ кустарниковых ив на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 3. С. 293—302. — *Секретарева Н. А.* Сообщества кустарниковых ив востока Чукотского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 18 с. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с. — *Юрцев Б. А.* Некоторые вопросы ботанической географии Северо-Восточной Азии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 832—847. — *Юрцев Б. А.* Род *Dryas* L. — Дриада, Куропаточья трава // Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1984. Вып. IX. Ч. 1. С. 250—286. — *Юрцев Б. А.* Мегаберингия и криоксерические этапы истории ее растительного покрова // Комаровские чтения (Владивосток). 1986. Вып. 33. С. 3—53. — *Юрцев Б. А., Жукова П. Г., Плиева Т. В., Разживин В. Ю., Секретарева Н. А.* Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. III // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 2. С. 233—247. — *Юрцев Б. А., Кожевников Ю. П., Нечаев А. А.* Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. II // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 7. С. 765—778. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122. — *Юрцев Б. А., Сытин А. К., Секретарева Н. А.* Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. II // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 12. С. 1742—1753. — *Katenin A. E.* The peculiarities of vegetational zonation of the Chukotka Peninsula // Arctic Research. Advances and prospects. Pt 2. Moscow: Nauka, 1990. P. 253—255.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 VII 1993

SUMMARY

The joint list is given for 397 species and subspecies of vascular plants, recorded in 3 local floras of carbonate landscapes in the north-eastern Chukotka Peninsula, with outliers of the southern hypoarctic (essentially shrub) tundra vegetation. The localities are as follows (from east to west): the lower reaches of Utaveem River (244 sp. and subsp.), the vicinities of the confluence of Wetgyvaam River with Chegitun River (265 sp. and subsp.), and the vicinities of Pucheveyem cold mineral springs in the western part of the Chegitun River basin (338 sp. and subsp.). The physical-geographic conditions and some features of vegetation are briefly characterized for each locality.

УДК 581. 524
© 1994

И. В. Катрушенко, К. Ф. Старостина

ДОМИНИРУЮЩИЙ ПОЛОГ ЕЛОВОГО СООБЩЕСТВА КАК ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩАЯ СИСТЕМА

I. V. KATRUSHENKO, K. F. STAROSTINA. DOMINATING CANOPY OF SPRUCE COMMUNITY AS PHOTOSYNTHETIC SISTEM

На основании инструментальных данных по изучению углекислотного газообмена обсуждаются черты гетерогенности ассимиляционного аппарата древесного полога елового сообщества. Сюда относятся световой и теневой типы хвои, различная эффективность использования этими типами световой энергии в процессе фотосинтеза, большая возрастная гетерогенность хвои и связанная с ней разная фотосинтетическая способность. Наряду с этим древесному пологу присуща жесткая пространственно-временная синхронизация смены процесса дыхания, или фотосинтеза, утром и вечером по всей глубине полога одновременно.

При всестороннем изучении растительных сообществ важен анализ фотосинтетической деятельности растений, так как именно фотосинтез является наиболее чутким показателем реакции растений на изменения факторов окружающей среды и потому он вполне обоснованно считается интегральным показателем жизнедеятельности растений (Заленский, 1959). В то же время ассимиляция углекислоты является важнейшим физиологическим процессом, определяющим создание органического вещества в растительном сообществе.

Задачей данной публикации является анализ ассимиляционной деятельности различных структур доминирующего древесного яруса елового сообщества. Именно этот ярус в основном формирует фитосреду и условия существования других растительных группировок под своим пологом и создает основную долю фитомассы сообщества.

В настоящее время в литературе по вопросам углекислотного газообмена растений преобладают работы аутэкологического направления. В противоположность этому в нашей работе основное внимание уделено синэкологическому аспекту этой проблемы. Это обусловлено тем, что при первом подходе интерпретацию полученных данных трудно перенести на растительное сообщество. В связи с этим рассмотрим отдельные аспекты фотосинтетической деятельности, которые помогут представить древесный полог сообщества как единую целостную фотосинтезирующую систему. Подобный теоретический анализ осуществлялся неоднократно (Baumgartner, 1969; Matsuda, Baumgartner, 1975; Росс, 1975; Тооминг, 1977).

Объекты и методика

Основная часть работы была выполнена на территории Центрально-лесного биосферного государственного заповедника (Тверская обл.) в сообществе южно-таежного ельника кислично-щитовникового с высокосомкнутым пологом, средним возрастом древостоя 100 лет и высотой более 28 м. Измерение углекислотного газообмена проводилось в контрастно различающихся частях верхнего полога у его нижней границы (11 м) с ассимилирующим аппаратом теневого типа и в верхней части на высоте 24—25 м, где сосредоточена в основном хвоя светового типа. Работа осуществлялась главным образом во второй половине лета, когда заканчивается рост однолетней хвои и более или менее стабилизируются ее фотосинтетические свойства. В это время снижается вероятность полуденного перегрева хвои в ассимиляционной камере, что важно с точки зрения техники выполнения измерений. Непрерывная многосуточная регистрация газообмена выполнялась на установке ОА 5501. Другие детали методики уже описаны ранее в ряде публикаций (Катрушенко, 1976, 1980, 1982; Катрушенко, Старостина, 1987). Материал для световых кривых был получен на срезанных побегах.

Результаты и их обсуждение

При характеристике доминирующего полога лесного сообщества как фотосинтезирующей системы в первую очередь приходится учитывать его большую гетерогенность. С этой точки зрения попытаемся проанализировать фотосинтетические свойства хвои полога древостоя ельника. Вечнозеленость ели обеспечивается благодаря существованию на одном дереве хвои в возрасте от 1 до 6 лет и старше. Фотосинтетическая активность такого возрастного ряда закономерно снижается с увеличением возраста хвои (Иванов, Коссович, 1932; Freeland, 1952; Катрушенко, 1965). Фотосинтез хвои текущего года достигает максимальной величины в середине лета, когда в основном заканчивается ее интенсивный рост; в последующие годы он медленно снижается. Долевое участие хвои каждого возраста в кроне дерева имеет свою закономерность (Смирнов, 1971; Алексеев, 1975; Фрей, 1981).

Другой аспект возрастного влияния на фотосинтетическую активность хвои связан с онтогенетическим состоянием особей ели. Ранее было установлено, что на протяжении 2/3 жизненного цикла ели фотосинтетическая способность хвои изменяется в 2.6 раза (Катрушенко, 1985). Наибольший фотосинтез отмечен у 3-летних особей ели, далее к 40 годам наблюдается его резкое снижение, а после 40 лет этот процесс приобретает затухающий характер. Такое изменение фотосинтетических свойств наблюдается как у теневой, так и у световой хвои, т. е. оно прослеживается на всем протяжении полога крон по вертикали (Катрушенко, 1987). Данный аспект возрастного (онтогенетического) влияния на углекислотный газообмен в наибольшей степени может проявляться в одновозрастном сообществе.

Одним из основных признаков, характеризующих ель как основной эдификатор темнохвойной тайги, является непременное наличие в ее пологе хвои с ассимиляционным аппаратом светового и теневого типов. Именно благодаря формированию в условиях пониженного поступления света хвои теневого типа кроны ели образуют довольно объемный полог, занимающий по вертикали до 2/3 высоты древостоя. В таких сообществах горизонтальная сомкнутость полога нередко может достигать 0.8—0.9. Эта биологическая особенность ели как вида позволяет ей успешно адаптироваться к совместному существованию особей в условиях высокой плотности даже при почти критических значениях факторов абиотической среды.

Особо следует рассмотреть вопрос о фотосинтетической продуктивности хвои светового и теневого типов. Начиная с публикаций В. А. Алексеева (1973, 1975), определившего расчетным путем фотосинтетическую работу единицы массы световой и теневой хвои как одинаковую, в литературе эта точка зрения существует до настоящего времени (Кулль, Кулль, 1989 : 87). Однако при непрерывных многосуточных измерениях углекислотного газообмена непосредственно в пологе древостоя было установлено, что продуктивность фотосинтетического аппарата единицы массы световой хвои в 2 раза превышает таковую теневой хвои (Катрушенко, 1982). Точно в такой же пропорции (в 2 раза) различаются затраты на ночное дыхание хвои разных типов. Меньшую интенсивность дыхательных затрат листьев с теневой структурой ассимиляционного аппарата у древесных видов уже отмечал W. Larcher (1969).

Данные суточного углекислотного баланса позволили оценить эффективность использования солнечной радиации в процессе фотосинтеза по вертикальному профилю полога крон, т. е. разными типами хвои, причем вычисления выполнены только в расчете на падающую радиацию. В сомкнутом пологе древостоя ели к теневой хвое у нижней границы проникает лишь 1/7 света, поступающего к световой хвое, и если учесть, что фотосинтетическая продуктивность единицы массы теневой хвои только в 2 раза меньше, чем световой, то эффективность использования света при ассимиляции углекислоты у теневой хвои будет в 3.5 раза выше, чем у световой.

Другим показателем большой гетерогенности ассимиляционного аппарата древесного полога лесного сообщества является величина освещенности светового компенсационного пункта. Его значение было многократно отмечено при изучении CO_2-газообмена в пологе ельника кислично-щитовникового (Катрушенко, 1980). Световой компенсационный пункт ели в условиях сообщества у световой хвои наступает при освещенности, в 4 раза превышающей таковую у теневой хвои.

Высокая эффективность использования света хвоей нижней части полога крон осуществляется благодаря целому ряду анатомо-морфологических и биохимических особенностей. Так, полная удельная поверхность теневой хвои более чем в 1.5—2 раза превышает соответствующую величину световой хвои (Алексеев, 1975; Фрей, 1981). Помимо этого, как побеги 3-го порядка и более высоких порядков, так и хвоинки на побегах в нижней части кроны имеют дорзивентральное расположение, в результате чего снижается степень их взаимозатенения. К тому же хвоя нижней части полога имеет более высокое содержание хлорофилла (Катрушенко, 1973).

Существенные различия в дневном ходе фотосинтеза по толщине полога наблюдаются в солнечную жаркую погоду, когда температура воздуха поднимается выше 23—25 °С. В такие дни в течение 3—5 ч в полуденное и послеполуденное время в верхней части полога фотосинтез световой хвои испытывает депрессию, в результате чего его продуктивность может понижаться на 1/4 по сравнению с таковой при оптимальной температуре (Катрушенко, 1982). Для сосны полуденная депрессия фотосинтеза отмечалась рядом авторов (Молчанов, 1977; Сазонова, Болондинский, 1992). Здесь надо иметь в виду, что существует и другая точка зрения, согласно которой растительное сообщество в целом не испытывает дневной депрессии, а, наоборот, обладает в это время наибольшей активностью (Кобак, Кондрашева, 1992). Однако, прежде чем согласиться с этой точкой зрения по крайней мере в отношении лесных сообществ, надо учесть, что этот результат был получен при градиентных измерениях и последующих вычислениях концентрации потоков углекислоты с использованием коэффициентов турбулентной диффузии, рассчитываемых по данным теплового баланса. В это же время ассимиляция углекислоты теневой хвоей у нижней границы полога протекает безо всяких признаков депрессии, чему способствуют более высокая влажность воздуха, более равномерный ход дневной температуры воздуха и практически полное отсутствие избытка солнечной радиации в этой части полога. Хотя депрессия фотосинтеза может зависеть от состояния многих абиотических факторов, решающим фактором в таких ситуациях является действие повышенной температуры (Катрушенко, 1976), в большинстве случаев сопряженной с повышенной солнечной радиацией в безоблачные или малооблачные дни.

Несмотря на перечисленный выше ряд показателей гетерогенности ассимиляционного аппарата древесного полога лесного сообщества, ему присущи и черты, свидетельствующие об его целостности как фотосинтезирующей системы. Так, при определении суточного углекислотного баланса неизменно отмечалась одна и та же доля ночного дыхания за один и тот же период времени (не менее 1 сут) как для световой, так и для теневой хвои. В один из периодов проведения исследований доля ночного дыхания хвои по всему вертикальному профилю полога ельника кислично-щитовникового составила менее 0.1; иными словами, она жестко определялась величиной фонда ассимилятов за прошедший день (Катрушенко, 1982). Взаимосвязь между интенсивностью фотосинтеза и величиной ночного дыхания отмечалась уже неоднократно (Tooming, 1967; McCree, 1970).

Другой особенностью, согласно которой подтверждается целостность полога крон как фотосинтезирующей системы, является суточная смена процессов фотосинтеза и дыхания. Оказалось, что по всей толще полога крон как у световой, так и у теневой хвои в одно и то же время дневной фотосинтез сменяется ночным дыханием вечером, а ночное дыхание — фотосинтезом утром (Катрушенко, 1980). Таким образом в пологе осуществляется жесткая пространственно-временная синхронизация составляющих углекислотного газообмена, когда после наступления светового компенсационного пункта преобладание получает в соответствии с временем суток то один, то другой процесс одновременно по всей толще древесного полога.

До настоящего времени не существовало достаточно аргументированной точки зрения на работу ассимиляционного аппарата у нижней границы полога крон лесного сообщества. Рассматривая этот вопрос в ряде публикаций, A. Baumgartner (Baumgartner, 1969; Matsuda, Baumgartner, 1975) указывает на значительное запаздывание наступления времени светового компенсационного пункта утром и более раннее его наступление вечером в нижней части полога по сравнению с верхней. Однако, как уже указывалось ранее (Катрушенко, 1980), подобный вывод, по-видимому, явился результатом применения расчетного метода, базировавшегося на градиентных измерениях углекислоты, корректно выполнить которые чрезвычайно трудно ввиду необходимости регистрировать величины изменения концентрации CO_2 в толще полога, лежащие почти у предела чувствительности использованной аппаратуры. В противоположность этому К. Кулль и О. Кулль (1989 : 87), основываясь на более высокой влажности воздуха в глубине полога крон, предполагают связанные с нею удлинение периода открытости устьиц у теневой хвои и соответственно удлинение периода фотосинтеза. Между тем действительное состояние углекислотного газообмена в пологе древостоя как в целом, так и в отдельных его частях может быть определено только в результате прямых измерений, а не косвенным путем с привлечением данных расчетных методов и логических построений, ибо всякие расчетные и прочие методы хороши только в том случае, если они основаны на добротных, легко воспроизводимых первичных данных.

Заключение

Изложенный материал о пологе эдифицирующего древостоя сообщества позволяет сделать следующие выводы.

1. Полог ельника сложен хвоей в возрасте от 1 до 6 лет и старше. С увеличением возраста хвои ее фотосинтетическая способность монотонно снижается.

2. В процессе онтогенетического развития особей фотосинтез хвои на протяжении 2/3 жизненного цикла снижается в 2.6 раза.

3. Дневная продуктивность фотосинтеза единицы массы световой хвои в 2 раза выше, чем теневой, но последняя в 3.5 раза эффективнее использует солнечную радиацию в процессе фотосинтеза.

4. У теневой хвои отсутствует полуденная депрессия фотосинтеза, которая в солнечную погоду бывает у световой.

5. Компенсационный световой пункт световой хвои в 4 раза выше, чем теневой.

Целостность полога как фотосинтезирующей системы подтверждается следующими выводами.

6. Независимо от типа ассимиляционного аппарата ночное дыхание за один и тот же промежуток времени составляет одну и ту же долю в углекислотном балансе.

7. По всей толще полога крон как у световой, так и у теневой хвои одновременно наступает световой компенсационный пункт.

8. Данный материал может быть использован при моделировании продукционного процесса лесных сообществ темнохвойной тайги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В. А. Вертикальное распределение и сравнительная оценка фотосинтезирующей массы хвои // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 162—170. — *Алексеев В. А.* Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 228 с. — *Заленский О. В.* Обзор методов изучения фотосинтеза наземных растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. С. 245—311 — *Иванов Л. А., Коссович Н. Л.* О работе ассимиляционного аппарата древесных пород // Журн. Русск. бот. о-ва. 1932. Т. 17. № 1. С. 3—71. — *Катрушенко И. В.* О потенциальной интенсивности фотосинтеза подроста ели в различных условиях освещенности // Бот. жур. 1965. Т. 50. № 1. С. 91—95. — *Катрушенко И. В.* Содержание хлорофилла и закономерности его распределения // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 128—132. — *Катрушенко И. В.* Использование схемы электрического «подавления нуля» в установке ОА 5501 для изучения CO_2-газообмена растений // Биофизические методы и системные исследования в лесной биогеоценологии. Петрозаводск, 1976. С. 18—19. — *Катрушенко И. В.* Суточная динамика светового компенсационного пункта CO_2-газообмена в пологе елового древостоя // Лесоведение. 1980. № 5. С. 102—105. — *Катрушенко И. В.* Углекислотный газообмен хвои ели по вертикальному профилю полога крон // Лесоведение. 1982. № 1. С. 35—40. — *Катрушенко И. В.* Возрастные изменения фотосинтеза ели в субклимаксовых ельниках // Стабильность и продуктивность лесных экосистем. Тарту, 1985. С. 62—64. — *Катрушенко И. В.* Фотосинтез хвои *Picea abies (Pinaceae)* в связи с возрастом растений в субклимаксовых сообществах // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 938—942. — *Катрушенко И. В., Старостина К. Ф.* Фотосинтетические свойства эдификатора и стабильность лесных сообществ // Лесоведение. 1987. № 5. С. 69—72. — *Кобак К. И., Кондрашева Н. Ю.* Обмен углекислым газом и первичная нетто-продуктивность естественных фитоценозов и агроэкосистем // Газообмен растений в посевах и природных фитоценозах. Сыктывкар, 1992. С. 30—31. — *Кулль К., Кулль О.* Динамическое моделирование роста деревьев. Таллинн: Валгус, 1989. 232 с. — *Молчанов А. Г.* Динамика CO_2 в кронах соснового насаждения в связи с интенсивностью фотосинтеза // Лесоведение. 1977. № 4. С. 33—42. — *Росс Ю. К.* Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л.: Гидрометеоиздат, 1975. 342 с. — *Сазонова Т. А., Болондинский В. К.* Влияние водного дефицита на углекислотный газообмен сосны обыкновенной // Газообмен растений в посевах и природных фитоценозах. Сыктывкар, 1992. С. 65—66. — *Смирнов В. В.* Некоторые вопросы сезонного роста ели // Тр. Лаб. лесоведения АН СССР. 1971. Вып. 3. С. 51—67. — *Тооминг Х. Г.* Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 200 с. — *Фрей Д. М.* Экоморфологический анализ хвои ели и полога ельника: Автореф. дис. ...канд. биол наук. Тарту, 1981. 16 с. — *Baumgartner A.* Meteorological approach to the exchange of CO_2 beetween the atmosphere and vegetation, particularly forest stands // Photosynthetica. 1969. Vol. 3. N 2. P. 121—149. — *Freeland R. O.* Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers // Plant. Physiol. 1952. Vol. 27. N 4. P. 685—690. — *Larcher W.* Physiological approaches to the measurement of photosynthesis in relation to dry matter production by trees // Photosynthetica. 1969. Vol. 3. N 2. P 150—166. — *Matsuda M., Baumgartner A.* Ökosystematische Simulation des

Nutzeffektes der Sonnenenergie für Wälder // Forst. Cbl. 1975. Bd 94. H. 2/3. S. 89—104. — *McCree K. J.* An equation for rate of respiration of white clover plants grown under controlled condition // Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen: Pudoc, 1970. P. 221—229. — *Tooming H.* Mathematical model of plant photosynthesis considering adaptation // Photosynthetica. 1967. Vol. 1. N 3-4. P. 233—240.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 V 1993

SUMMARY

The study of CO_2-gas exchange in the canopy of Piceetum oxalidoso-dryopteridosum have revealed such properties of photosynthetic apparatus as light and shaded types, heterogeneity, diversity on the efficiency of the utilisation of solar light in the photosynthetic process. The entirety of the canopy as the photosynthetic system is formed by equal part of the night respiration in the diurnal CO_2-balance and by the synchronous approach of the compensation point in the whole depth of canopy.

УДК 581. 524. 31

© 1994

Г. А. Елина, Л. В. Филимонова, О. Л. Кузнецов, А. Д. Лукашов, Н. В. Стойкина, Х. А. Арсланов, Т. В. Тертичная

ВЛИЯНИЕ ПАЛЕОГИДРОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ДИНАМИКУ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БОЛОТ И АККУМУЛЯЦИЮ ТОРФА

G. A. ELINA, L. V. FILIMONOVA, O. L. KUSNETSOV, A. D. LUKASHOV, N. V. STOIKINA, Kh. A. ARSLANOV, T. V. TERTICHNAYA. THE RELATIONSHIPS BETWEEN PALEOHYDROLOGY, MIRE VEGETATION DYNAMICS AND PEAT ACCUMULATION

Реконструкция гидрологического режима болот в пределах крупных временны́х блоков голоцена позволила увязать развитие их растительности с региональными изменениями природной среды. Установлено, что на развитие болот в пределах бассейна Онежского оз. влияли процессы неотектоники и трансгрессивно-регрессивная деятельность озера, в конечном счете определяющие базис эрозии территории. Показано, что в начальные стадии развития болот существовали вполне определенные зависимости между трансгрессиями и регрессиями озера, когда первым соответствовали серии «влажных» сообществ, а вторым — «сухих», но с запаздыванием на 150—200 лет.

Скорость аккумуляции органического вещества в торфе зависит от тех же процессов. При получении конкретных значений величин аккумуляции, рассчитанных с помощью оригинальной методики, получены также зависимости их от состава сообществ, условий увлажнения и трофности местообитаний.

Решающее значение в развитии болот имеет вековая изменчивость общей увлажненности климата (в понимании А. В. Шнитникова, 1985), отраженная в региональной гидрологии местности (бассейна). Исходя из этого постулата и была поставлена цель работы, которая состоит в реконструкции гидрологического режима болот в пределах крупных временны́х блоков (1000 лет), увязке его с региональными (глобальными) изменениями природной среды, определении влияния этих процессов на динамику растительности болот и величину аккумуляции торфа. Мы преднамеренно не учитывали все другие факторы, влияющие на развитие болот, акцентируя внимание на палеогидрологическом режиме. Эти вопросы, так же как и вопросы аккумуляции органического вещества в голоцене в разных видах торфа, практически не затрагиваются в отечественной литературе по болотоведению.

В основу статьи положены материалы по стратиграфии болот заповедника «Кивач» (средняя Карелия), по которым имеются подробные геоботанические описания, данные палинологического и радиоуглеродного анализов эталонных колонок. В пределах заповедника с разной степенью детальности изучено более 20 болотных массивов из разных типов рельефа, для 3 из них имеется 6 эталонных спорово-пыльцевых диаграмм с 31 радиоуглеродной датировкой. Настоящая статья основана на данных изучения 2 болот — Мошкарное и Чечкино.

Полевые исследования растительности и стратиграфии болот выполнены О. Л. Кузнецовым, А. И. Максимовым и отчасти Г. А. Елиной; палинологический анализ, расчеты прироста торфа и индекса влажности палеосообществ — Л. В. Филимоновой; ботанический анализ торфа и степень его разложения — Н. В. Стойкиной. Разработка метода определения величины аккумуляции органического вещества в разных видах (группах) торфов проведена Г. А. Елиной, О. Л. Кузнецовым и Л. В. Филимоновой, а расчеты сделаны в основном Л. В. Филимоновой и Н. В. Стойкиной. Автором всех геологических разработок является специалист по четвертичной геологии и неотектонике А. Д. Лукашов. Радиоуглеродные датировки получены в НИИ географии СПбГУ Х. А. Арслановым и Т. В. Тертичной. Материал в целом продуман и обобщен Г. А. Елиной, ею же написан текст статьи.

На территории заповедника «Кивач» проводились флористические, геоботанические и ландшафтные исследования, результаты которых опубликованы лишь частично. Это работы по флоре (Белоусова, 1974; Максимов, 1988; Тихомиров, 1988), растительности (Козлова, 1971; Пааль и др., 1989; Кузнецов и др., 1991), ландшафтному районированию (Яковлев, 1969), палеогеографии голоцена (Елина, 1971; Елина, Чачхиани, 1971; Филимонова, Еловичева, 1988). Геологическая характеристика имеется лишь в отчетах лаборатории четвертичной геологии Карельского научного центра РАН и в научно-популярных изданиях (Заповедники Карелии, 1989).

В восточной части заповедника, расположенного в пределах бассейна Онежского оз., простирается плоская озерно-ледниковая равнина донной аккумуляции, абсолютная высота которой колеблется от 55 до 75 м. Она сформировалась на месте позднеледникового водоема, бывшего залива Онежского оз. (Бискэ, 1959). Наши спорово-пыльцевые диаграммы, как опубликованные (Филимонова, Еловичева, 1988), так и новые, свидетельствуют о том, что накопление озерных глин началось в позднем голоцене и продолжалось в течение пребореала и отчасти бореала (10.3—9.0 тыс. л. н.). Спуск позднеледникового водоема датирован ранним бореалом, после чего в отдельных остаточных водоемах начали накапливаться сапропели.

В позднеледниковое время уровень Праонежского оз. неоднократно менялся, тогда же размах этих колебаний был наибольшим и постепенно уменьшался к настоящему времени: от 60 до 47 м над ур. м. в позднеледниковое время и пребореале, до 50—43 в атлантическое время (Девятова, 1986) и 33 м над ур. м. в настоящее время. Имея в распоряжении материал по трансгрессивно-регрессивной деятельности Онежского оз., мы решили определить, влияли ли изменения базиса эрозии в его бассейне на развитие болот и как они отражались на их растительности и величине аккумуляции органического вещества.

Территория заповедника «Кивач» расположена в пределах Онежской структуры, где неоднократно в течение голоцена происходили землетрясения (Лукашов, 1976; Журавлев и др., 1988). Наиболее интенсивными они были во временном интервале 7—2 тыс. л. н. Здесь было обнаружено около 150 локальных сейсмодислокаций — прямых признаков разрушительного действия землетрясений на рельеф, геологические тела и археологические памятники (Журавлев и др., 1988).

Исследования последствий сильных землетрясений в областях с высокой сейсмической активностью показали, что заметные локальные сейсмодислокации образуются и сохраняются длительное время при землетрясениях в 8 и более баллов. При сильных землетрясениях в земной коре и на поверхности происходят разнообразные возмущения, существенно изменяющие сформированный ландшафт. Эти возмущения проявляются в изменении скорости и знака современных тектонических движений, смещении и перекосе блоков земной коры в результате подвижек по активизированным разломам, образовании трещин, появлении новых и осушении старых озерных котловин, резком колебании уровня грунтовых вод, изменении химического состава подземных вод, разжижении и оплывании рыхлых четвертичных отложений и т. д. Землетрясения в 8—9 баллов сказываются на территории в радиусе 80—150 км от эпицентральной зоны (Солоненко, 1973).

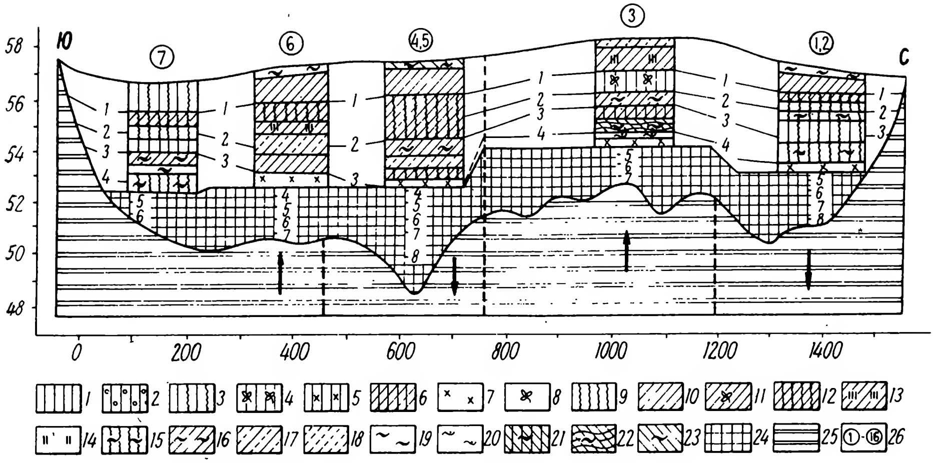


Рис. 1. Стратиграфический профиль болота Мошкарное.

Штриховые вертикальные линии под профилем показывают примерные стыки блоков кристаллического фундамента, стрелки — направление движения блоков. Между стратиграфическими колонками проведены изохроны палеоповерхностей с интервалом в 1000 лет. *1—20* — низинные виды торфа: *1* — древесный, *2* — березовый, *3* — древесно-тростниковый, *4* — древесно-вахтовый, *5* — древесно-хвощевый, *6* — древесно-осоковый, *7* — хвощевый, *8* — вахтовый, *9* — тростниковый, *10* — осоковый, *11* — осоково-вахтовый, *12* — осоково-тростниковый, *13* — осоково-шейхцериевый, *14* — травяной, *15* — тростниково-сфагновый, *16* — осоково-сфагновый, *17* — осоково-гипновый, *18* — гипновый, *19* — сфагновый, *20* — терес-торф; *21—23* — переходные виды торфа: *21* — древесно-сфагновый, *22* — пушицево-сфагновый, *23* — сфагновый; *24* — сапропель; *25* — глина; *26* — номера буровых скважин (разрезов). По вертикальной оси — высота над уровнем моря, м; по горизонтальной оси — протяженность профиля, м.

Такие возмущения в Онежской структуре, происходящие в интервалах 7.2—6.8, 4.5—4.1, 3.2—2.1 тыс. л. н., не могли не повлиять на условия формирования и развития болот. В связи с этим мы поставили еще 2 вопроса: можно ли найти проявления землетрясений в стратиграфии болот и в чем они выражаются?

Болото Мошкарное площадью 40 га занимает довольно глубокую, вытянутую с севера на юг депрессию в озерно-ледниковой равнине (рис. 1). Торфяная залежь глубиной 4—5 м подстилается 2—4-метровым слоем сапропеля. Вероятно, котловина наследует понижение доледникового рельефа, обусловленное секущими разломами (Лукашов, 1976). В основании ее залегают поздне- и послеледниковые глины, пробуренные нами до глубины 15 м.

По характеру растительности болото относится к древесно-травяно-моховому евтрофно-мезотрофному типу. Оно обильно снабжается богатыми грунтовыми водами, но хорошие уклоны (0.02—0.03) обеспечивают достаточный дренаж для существования древесно-травяных (Piceetum herbosum—Pinetum herbosum) и древесно-сфагновых (Pineto-Sphagnetum warnstorfii (angustifolii) fruticuloso-herbosum) сообществ. Эти сообщества образуют широкое периферическое кольцо, а в центре болота расположены кочковато-топяные комплексы. На их повышениях чаще всего встречаются сосново-кустарничково-сфагновые сообщества, близкие к таковым на периферии; в понижениях обычны сообщества ассоциаций Cariceto-menyanthetum hypnosum, Mixto-hypnetum caricosum, Cariceto-phragmitetum hypnosum, Scorpidietum phragmitoso-caricosum.

Болото Машкарное пересечено 2 профилями, из которых продольный имеет длину 1.5, поперечный — 0.5 км. Из 9 скважин, где отобраны образцы для определения ботанического состава и степени разложения торфа, на 2 имеются палинологические и радиоуглеродные данные. Торфяная залежь в центре травяная и гипново-травяная, на периферии — древесно-травяная и древесная. Глины, подстилающие сапропель, откладывались в период от 10.3 до 9.0, сапропель — от 9.0 до 3—5 тыс. л. н.[1] Соответственно в разное время формировались и базальные слои торфа: в центре болота это произошло примерно 3, а на периферии — 4.5 тыс. л. н. (рис. 1).

Какие же факторы повлияли на начальные стадии развития болота и «перекос» лимнотельматического контакта? Наиболее вероятное допущение — неотектонические подвижки кристаллического фундамента, одна из которых датируется 4.5—4.1, другая — 3.4—2.8 тыс. л. н. В результате более старые слои торфа в северной и южной частях болота оказались выше молодых. В центре болота остаточное озеро существовало еще 2 тыс. лет, тогда как на дистальных его частях к этому времени торф накапливался уже в течение 1.5 тыс. лет. И только 2.7 тыс. л. н. в центре началось торфонакопление, причем со значительным опережением вертикального прироста торфа — до 2.5 мм/год, на периферии же в синхронных слоях он не превышал 1.0 мм/год. Сравнение этих данных со среднекарельскими (Елина и др., 1984) показывает, что величины прироста торфа на болоте Мошкарное выходят за все известные пределы, если не считать болота Разломное (Шевелин и др., 1988).

В подтверждение высказанных соображений о влиянии сейсмодислокаций на развитие болота отметим еще один любопытный факт. В скважине 3 (рис. 1) в низинной залежи на глубине 3.0—3.5 м обнаружен слой переходного пушицево-сфагнового торфа из *Eriophorum vaginatum, Sphagnum magellanicum* и *S. nemoreum.* Ниже его простирается слой низинного сфагнового, а выше — низинного древесно-осокового торфа. Как видно, здесь наблюдается классический случай «обратного развития», когда переходные (верховые) торфа сменяются вновь низинными. Такая резкая смена как гидрологического режима, так и минерального питания могла произойти только после неотектонической подвижки блоков фундамента относительно друг друга. В результате грунтовые воды стали обтекать приподнятый участок болота и растения питались только за счет бедных минералами атмосферных осадков. Позднее, когда на примыкающих участках торф «поднялся» вверх, сюда вновь стали поступать минерализованные воды и мезоолиготрофные сообщества сменились евтрофными древесно-травяными.

Болото Чечкино площадью 270 га расположено в среднеглубокой депрессии, сложенной озерно-ледниковыми глинами, пробуренными нами до 12 м. Мощность торфа 4—5, сапропеля — 1.5—2.5 м. Это болото также находится в зоне разломов, имеющих меридиональное направление. По растительному покрову болото относится к травяно-моховому евтрофно-мезотрофному типу. Уклоны его поверхности по продольному траверзу колеблются от 0.02 до 0.0075, сток направлен на юг.

В растительном покрове южной половины болота преобладают травяно-моховые сообщества с редкими сосной и березой, простые и с пятнистым строением (Scorpidietum phragmitoso-caricosum, Cariceto-menyanthetum hypnosym (sphagnosum)). В северной его половине распространен кочковато-топяной комплексный микрорельеф. Повышения заняты древесно-сфагновыми сообществами (Pineto-Sphagnetum warnstorfii (centralis)), топи — травяными и травяно-гипновыми, близкими к таковым на болоте Мошкарное. Болото Чечкино пересечено продольным и поперечным профилями длиной: первый — 3, второй — 0.8 км. Из 9 буровых скважин для 3 имеются палинологические и радиоуглеродные данные; материалы по одной из них опубликованы (Филимонова, Еловичева, 1988).

---

[1] Серия датировки сапропеля в разрезе 2 (рис. 1): 4.8—5.0 м — 6620 ± 110 (ЛУ-2164), 5.65—5.8 — 8180 ± 120 (ЛУ-2227), 5.8—6.0 м — 8570 ± 130 (ЛУ-2228); в разрезе 5: 5.8—6.0 м — 5890 ± 110 (ЛУ-2155), 6.8—7.0 — 7720 ± 100 (ЛУ-2156), 7.7—7.9 — 8410 ± 130 (ЛУ-2157), 8.0—8.2 м — 8430 ± 330 (ЛУ-2158). Датировки торфа приведены на рис. 5, 6.

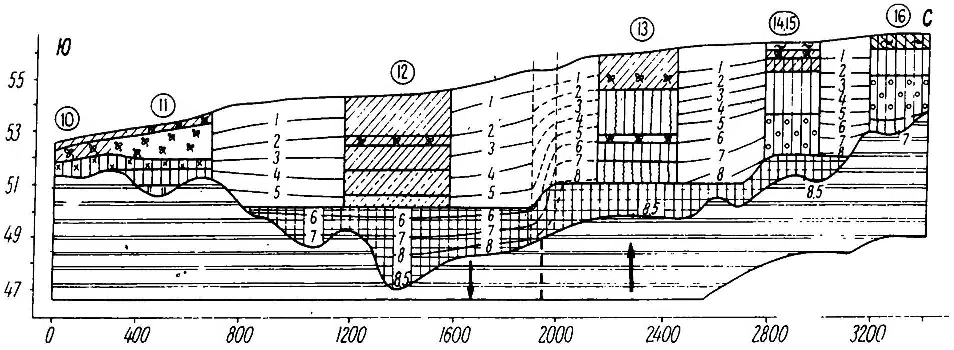


Рис. 2. Стратиграфический профиль болота Чечкино.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

Дополнительный материал для палеогеографических и палеоботанических реконструкций получен с помощью 2 новых спорово-пыльцевых диаграмм по болоту Чечкино и 2 — по болоту Мошкарное, для которых имеются 24 радиоуглеродные датировки. Все эти материалы дают представление о сменах зональной растительности в период от позднего дриаса (11 тыс. л. н.) до настоящего времени. На них мы и опираемся при всех дальнейших построениях.

Анализ всего материала позволил получить более полную картину пространственно-временных смен растительности на болоте Чечкино. Здесь, как и на болоте Мошкарное, наблюдается временной «перекос» лимнотельматического контакта: дата контакта для северной части болота — 8.2—8.0, для центральной — 5.5 тыс. л. н. (рис. 2). Значит, праозеро перестало существовать на севере котловины раньше центрального внутреннего водоема на 2.5 тыс. лет. Однако линия контакта «озеро—болото» в центре находится на 2 м ниже северной. Как видим, здесь имеются те же зависимости жизни болота от сейсмодислокаций.

На развитие болота Чечкино повлияли скорее всего не только тектонические движения, но и предшествующая им регрессия Онежского оз. Тогда, после 7 тыс. л. н., вероятно, и началось поднятие вверх блока под северной половиной болота с одновременным опусканием центральной части. В результате почти сразу после спуска праозера Чечкино на севере котловины распространились прибрежно-водные сообщества, а 7.8 тыс. л. н. — болотные древесные. В центре болота остаточное озеро существовало до 5.5 тыс. л. н., затем и здесь стал накапливаться торф. В синхронных параллельных разрезах северной части болота прирост торфа был довольно равномерным и составлял 0.55 мм/год, тогда как в центре он колебался от 0.74 до 1.3 мм/год. Поэтому поверхность болота, ранее вогнутая, достаточно быстро выровнялась.

Далее, нам необходимо было получить представление о динамике гидрологического режима на болотах и зависимость его от базиса эрозии территории, который в свою очередь определялся уровенным режимом Онежского оз. Наши последующие построения основаны на детальном анализе стратиграфических колонок и профилей, позволившем датировать время появления и существования того или иного сообщества. Чтобы получить эти данные, для всех колонок мы подсчитали индексы влажности (ИВ) (по: Елина, Юрковская, 1992), вертикальный прирост торфа и мощность слоев, накопившихся в тысячелетние временные интервалы.

Рассмотрим смены растительности на болоте Чечкино, на котором эталонным мы считаем разрез 15 (рис. 2, 3). Параллельно стратиграфии, изображенной через процентное соотношение растительных остатков, показаны сте-

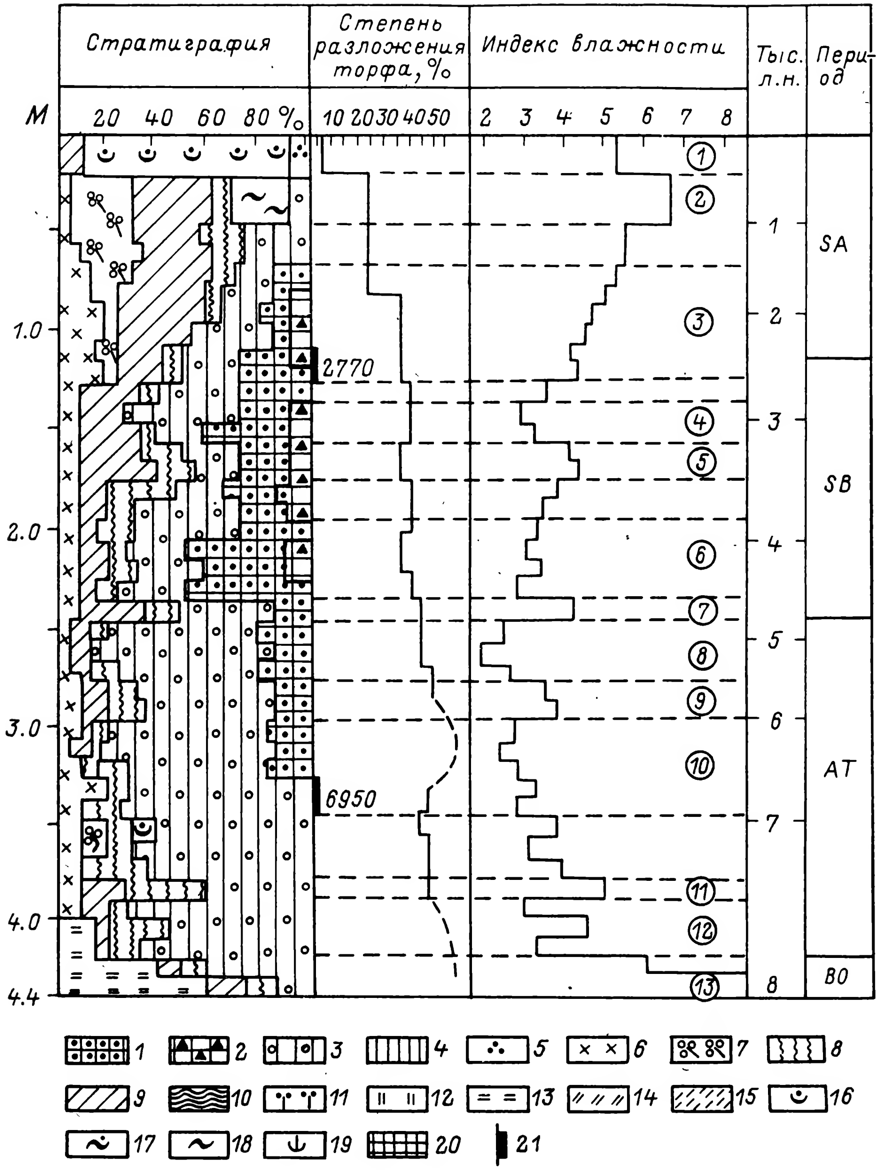


Рис. 3. Стратиграфическая колонка северной половины болота Чечкино (рис. 2, скв. 15).

Радиоуглеродные даты и их индексы: 2770 ± 100 (ТА-1940), 6950 ± 100 (ТА-1941). В колонке «Индекс влажности» обозначены номера слоев торфа (цифры в кружках), соответствующие таковым в табл. 1. *1—19* — растительные остатки в торфе: *1* — сосна, *2* — ель, *3* — береза, *4* — смесь древесных пород, *5* — кустарнички, *6* — хвощ, *7* — вахта, *8* — тростник, *9* — осоки, *10* — пушицы, *11* — молиния, *12* — травы (не определенные до вида или смесь трав), *13* — травы-гидрофиты (рогоз, камыш, кувшинка, кубышка), *14* — *Paludella squarrosa*, *15* — гипновые мхи (смесь нескольких видов), *16* — *Sphagnum warnstorfii*, *17* — *S. teres*, *18* — *S. subsecundum*, *19* — *S. angustifolium*; *20* — сапропель с растительными остатками; *21* — места отбора образцов на радиоуглеродный анализ.

пень разложения торфа и индекс влажности реконструированных растительных сообществ.

Зарастание обмелевшего водоема водными и прибрежно-водными растениями (*Nuphar, Nymphaea, Scirpus lacustris, Typha, Phragmites australis, Eguisetum fluviatile*) происходило в период 8.0—7.8 тыс. л. н. Смена их болотными древесно-травяными сообществами произошла довольно быстро, поскольку уровень грунтовых вод в короткое время опустился с 20—30 см выше поверхности до 30 см ниже ее. Причинами этого могли быть только значительное падение базиса эрозии территории и, как следствие, «иссушение» поверхности болота. Пусковыми механизмами, давшими начало этим процессам, как и на болоте Мошкарное, послужили, несомненно, регрессия Онежского оз., датированная временем 8.2 тыс. л. н. (Девятова, 1986), и дальнейшие сейсмодислокации. Запаздывание в реакции растительности болота на изменение базиса эрозии составляет 150—200 лет, что совершенно понятно: лесные болота должны были начать функционировать и откладывать торф.

Предшествующие древесным прибрежно-водные сообщества сформировали слой сапропелевидного торфа (глубина 4.3—4.4 м), который позже был пронизан корнями березы. Результатом механического перемешивания и диагенеза и была смесь сапропеля, остатков водных растений и коры березы.

Во всей дальнейшей серии смен растительности болота (рис. 3; табл. 1), несмотря на видимую однородность торфов, в основном древесных, достаточно четко проявляются колебания влажности. Чтобы их подчеркнуть, серии придан дискретный характер, где все сообщества датированы по шкале времени. Для растительных сообществ, реконструированных примерно на уровне групп ассоциаций, реже — формаций, показаны оптимальные уровни грунтовых вод (УГВ), которые, как видно, представляют собой чередование высоких значений с относительно низкими значениями. Последнее подтверждается и индексами влажности.

Наиболее четко выраженные перепады индекса влажности прослеживаются в интервале от 8 до 3 тыс. л. н. После этого времени кривая ИВ становится более сглаженной, а абсолютные их значения постепенно увеличиваются, что свидетельствует о распространении гидрофильных сообществ.

Мы попытались уточнить динамику влажности и растительности на болоте Чечкино на ранних стадиях его развития с помощью анализа данных по разрезу 17, возраст базального слоя торфа в котором равен 3360 ± 90 л. н. Разрез расположен на поперечном профиле в западной окрайке болота, где в настоящее время доминируют сосняки травяно-сфагновые евтрофно-мезотрофные (табл. 2). Если сравнить близкие по влажности сообщества в северной

ТАБЛИЦА 1

Смены растительных сообществ в северной половине болота Чечкино (рис. 3, скв. 15)

№ слоя	Тыс. л. н.	Растительные сообщества	УГВ, см	ИВ*
1	0—0.1	Pineto-sphagnetum warnstorfii fruticuloso-herbosum	—20	5.45
2	0.5—0.7	Menyantheto-caricetum	+3	6.8
3	1.5—2.7	∩ : Pineto–betuletum herbosum (50%)	−30	4.1
		∪ : Equeseteto (menyantheto)–caricosum (30%)	+3	5.3
4	2.9—3.1	Pinetum herbosum	—35	2.75
5	3.2—3.4	Pinetum caricoso-phragmitosum	—20	4.35
6	3.7—4.5	Betuleto-pinetum phragmitosum	—35	2.5
7	4.7—4.8	Pineto-mixtosphagnetum caricosum	—15	4.25
8	4.8—5.5	Pineto-betuletum herbosum	—35	1.7
9	5.8—6.0	∩ : Betuletum herbosum (70%)	−30	3.6
		∪ : Equiseteto–phragmitetum hypnosum (30%)	+5	
10	6.0—7.0	Pineto-betuletum herbosum	—40	2.0
11	7.5—7.6	∩ : Betuletum phragmitosum (70%)	−30	4.65
		∪ : Herbeto–hypnetum (30%)	+3	
12	7.6—7.8	Betuletum herbosum	—30	2.75
13	7.8—8.0	Hydro-herbetum	+50	10.0

Примечание. Здесь и в табл. 2: «—» — положение УГВ ниже уровня поверхности болота, «+» — выше ее; «∩» — повышения микрорельефа, «∪» — понижения микрорельефа. * Крайние значения ИВ.

ТАБЛИЦА 2

Смены растительных сообществ в западной окрайке болота Чечкино (скв. 17)

№ слоя	Тыс. л. н.	Растительные сообщества	УГВ, см	ИВ
1	0—0.2	∩ : Pineto–sphagnetum warnstorfii (70%) ∪ : Herbetum (30%)	—30 +3	6.2
2	0.2—0.5	∩ : Betuletum herbosum (30%) ∪ : Menyanthetum (70%)	−30 0	4.9
3	0.6—1.0	Pinetum phragmitosum	—35	5.0
4	1.5—2.0	Caricetum betuloso-mixtoherbosum	—15	5.6
5	2.4—2.5	Pineto-betuletum herbosum	—35	3.6
6	2.5—2.7	∩ : Herbetum betulosum (30%) ∪ : Equisetetum (70%)	−30 +3	6.5
7	3.0	Betuletum herbosum	—30	3.2
8	3.2	Phragmiteto-equisetetum	+5	7.6

половине болота и на его западной окрайке, то синхронность видна только в интервале от 3.2 (возраст базального слоя торфа, скв. 17) до 2.5 тыс. л. н. Так, достаточно отчетливо сопоставляются сообщества с низким индексом влажности, датированные возрастом 3, а с высоким — 2.5 тыс. л. н. В первом случае это Pinetum herbosum и Betuletum herbosum, во втором — сочетания Pineto-Betuletum herbosum + Equisetetum caricosum и Herbetum betulosum + + Equisetetum.

Далее, до 1.0 тыс. л. н. сохраняется лишь общая тенденция повышения влажности, затем в развитии разных частей болота появляются индивидуальные черты, определенные местоположением разрезов. Вряд ли можно вывести какие-то зависимости динамики влажности на западной окрайке от регионального гидрологического режима, а тем более от глобальной ритмики общей увлажненности. Конечно, можно допустить, что распространение «сухих» древесных сообществ от 1.0 до 0.7 тыс. л. н. совпадает с «малым межледниковьем», с его сухим и теплым климатом. Но это всего лишь допущение, требующее более подробного и детального анализа. Скорее всего смены растительности происходили здесь под влиянием локальных изменений гидрологического режима, возможно даже на фоне медленных движений блоков кристаллического фундамента.

При сопоставлении индекса влажности эталонного разреза (рис. 3) с трансгрессивно-регрессивными циклами Онежского оз. (по: Девятова, 1986) можно проследить четкую их корреляцию (рис. 4). Следствием регрессий озера, ведущих к снижению базиса эрозии территории, а затем падению УГВ на болоте, было распространение древесных сообществ. Запаздывание между «пиками» регрессий и базальными слоями древесных торфов составляет 150—200 лет. Трансгрессии сказывались на растительности болот значительно быстрее: повышение базиса эрозии и подъем УГВ на болоте приводили к формированию мозаичной или комплексной структуры растительности. На повышениях микрорельефа сохранились элементы древесных сообществ, а в понижениях поселялись более влаголюбивые растения.

Указанные закономерности четко прослеживаются до 5.0 тыс. л. н. Более поздние колебания уровня Онежского оз., возможно, также приводили к переменам УГВ, а затем сменам растительности на болоте. Но выявить эти зависимости оказалось труднее. Пожалуй, они сохранялись до 3.0 тыс. л. н., но возросшая разница между отметками поверхности болота и зеркала воды в Онеге существенно нивелировала их.

Колебания влажности в разных частях болота Чечкино от 2.5 тыс. л. н. и до современного периода уже асинхронны в своих плюсовых и минусовых пиках. Отсюда можно заключить, что с этого времени трансгрессивно-ре-

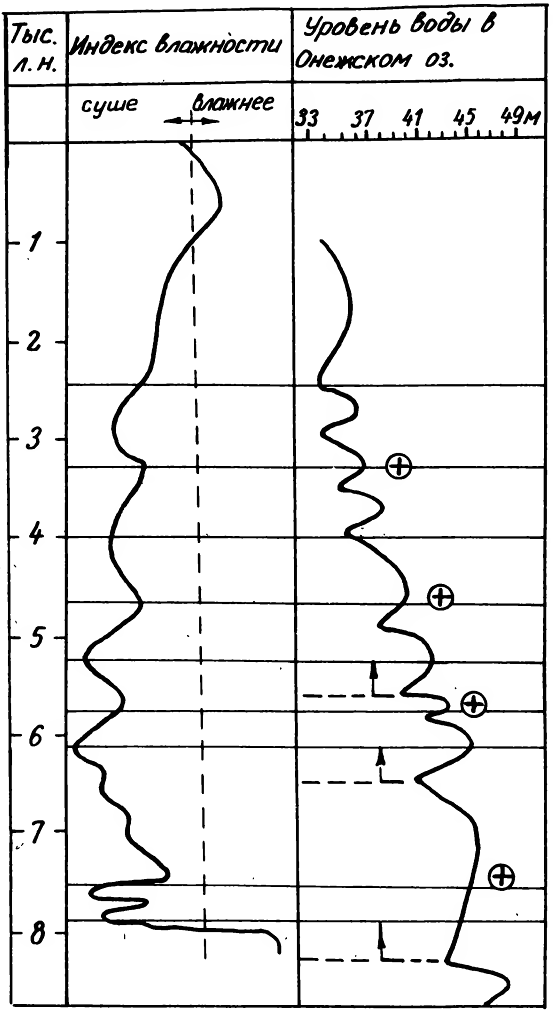


Рис. 4. Корреляция индекса влажности (в обобщенном виде) разреза 15 болота Чечкино (рис. 3) с трансгрессивно-регрессивной деятельностью Онежского оз. (по: Девятова, 1986).

Вертикальные стрелки — промежутки времени от пика регрессии до наступления на болоте «сухой» стадии, кресты — максимум трансгрессии, близко совпадающий с «влажной» стадией развития растительности.

грессивная деятельность Онежского оз. не имела прямого влияния на растительность болота. Косвенное влияние, возможно, и сохранялось, но скорее всего развитие болот зависело только от общей увлажненности климата и гидрологии прилегающих территорий.

При сравнении между собой всех разрезов болота Чечкино выявлено, что гидрогенные сукцессии наиболее отчетливо проявляются на периферии и окрайках болота, а в центре — только в условиях значительных уклонов. На месте же бывшего праболотного озера, в южной половине болота, влияние экзогенных гидрологических факторов практически незаметно. Это происходит еще и в силу индивидуальных особенностей развития болота: длительного сохранения внутриболотного озера, а после распространения здесь пионерных осоково-гипновых сообществ — наиболее низкого положения поверхности в течение всего его развития и, следовательно, обильного поступления грунтовых вод.

ТАБЛИЦА 3

Сопоставление синхронных слоев торфа и их материнских растительных сообществ для болота Мошкарное

Тыс. л. н.	Разрезы (рис. 1, скв. 1, 3, 5)			УГВ, см
	1	3	5	
1	Pineto-sphagnetum warnstorfii herbosum Caricetum phragmitoso-paludosum	Sphagnetum angustifolii fruticuloso-caricosum Scheuchzerieto-caricetum chordorrhizae	Sphagnetum warnstorfii pinoso-fruticuloso-herbosum Sphagnetum warnstorfii caricoso-phragmitosum	(—10)—(—30)* 0—(+5)
2	Phragmitetum betuloso-herbosum ** Menyanthetum caricosum	Pineto-betuletum phragmitosum Menyanthetum caricosum	Sphagnetum warnstorfii phragmitosum Caricetum equisetosum	—25 0—(+5)
3	Sphagnetum warnstorfii betulosum Piceeto-pinetum phragmitosum	Scorpidietum scheuchzerioso-caricosum Betuletum herbosum	Sphagnetum warnstorfii-teresi herbosum —	(—5)—(+5) —30
4	Betuletum herbosum Herbeto-paludosum Phragmitetum caricoso-hypnosum	Sphagnetum magellanici pinoso-eriophorosum Sphagnetum baltici eriophorosum	— —	(—10)—(—20) (—5)—(—3)
4.5	Equisetetum phragmitosum	Sphagnetum teresi herbosum Equisetetum phragmitosum	—	(—5)—(+10)

Примечание. * Колебания УГВ: знак «—» — ниже поверхности болота, «+» — выше ее. ** Комплексы сообществ: в числителе — на повышениях микрорельефа, в знаменателе — в понижениях.

Подобный же анализ гидрогенных вековых смен растительности выполнен и для болота Мошкарное, где максимальный возраст торфа составляет 4.5 тыс. лет. Корреляция одновозрастных растительных сообществ сделана в 3 разрезах в направлении окрайка—центр (табл. 3). При сопоставлении отдельных разрезов (рис. 5, 6) можно видеть чередование слоев торфа, сформированных в разных условиях влажности. Смена гидрологического режима и соответствующих ему растительных сообществ или комплексов особенно отчетливо видна тогда, когда сукцессионный ряд представлен в дискретном выражении. Можно с достаточной уверенностью сказать, что степень увлажнения болота Мошкарное менялась более или менее синхронно на всей поверхности в следующей последовательности: «влажный» период (4.0—3.5 тыс. л. н.), «сухой» (около 3 тыс. л. н.), «влажный» (2.5—2.0 тыс. л. н.), «сухой» (около 1.5 тыс. л. н.), «влажный» (около 0.7 тыс. л. н.), «сухой» (настоящее время). Как видно, сделанные ранее выводы по эталонному разрезу болота Чечкино (рис. 3) можно считать достаточно корректными.

Процесс аккумуляции органического вещества в торфе неодинаков в разных геолого-геоморфологических условиях и зависит от целого ряда факторов — климата, гидрологии, водно-минерального режима болот, закономерностей их развития и индивидуальных особенностей сукцессионных смен растительности каждого болотного массива. Изучение аккумуляции органического вещества связано с проблемой накопления углерода в торфах и его круговорота в голоцене. Особенно актуальным стал этот вопрос в последние десятилетия, когда антропогенный процесс возрос во много раз.

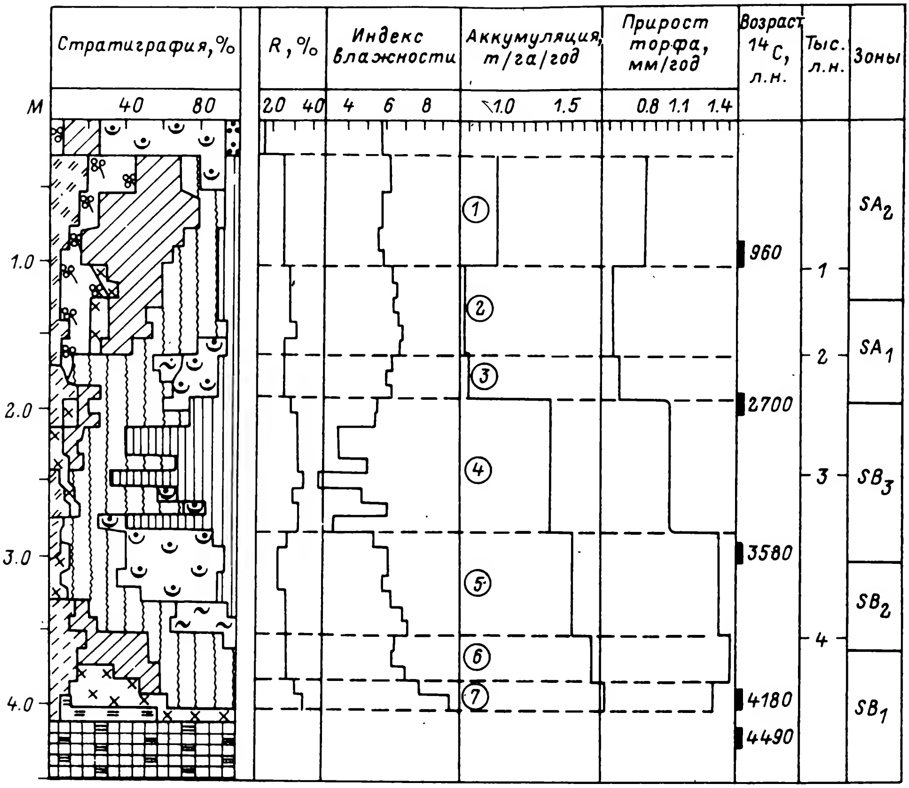


Рис. 5. Стратиграфическая колонка северной части болота Мошкарное (рис. 1, скв. 2). Радиоуглеродные даты и их индексы: 960 ± 50 (ЛУ-2159), 2700 ± 60 (ЛУ-2160), 3580 ± 70 (ЛУ-2161), 4180 ± 60 (ЛУ-2162), 4490 ± 150 (ЛУ-2163). В колонке «Аккумуляция» обозначены номера слоев торфа (цифры в кружках), соответствующие таковым в табл. 4. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Данных по количественным показателям торфонакопления и аккумуляции в литературе очень мало. Усредненные показатели приводятся для ряда разрезов низинных и верховых болот Финляндии, Швеции, Америки (Tolonen, Vasander, 1992; Franzen, 1992; Tolonen et al., 1992). В этих работах приводятся данные по накоплению углерода в торфе, который составляет около половины всего органического вещества. Ранее нами (Елина и др., 1984) для Карелии также рассчитывалась величина аккумуляции органического вещества в торфе, но применяемый метод отличался от предложенного в настоящей статье.

Учитывая интерес к вопросу аккумуляции органики и углерода в торфах и малую его разработанность, мы решили проверить, можно ли установить зависимость темпов аккумуляции от условий увлажнения болот и получить количественные значения ее в разных видах торфов. В основу наших расчетов положены эталонные разрезы изученных болот (рис. 1, 2), обеспеченные палинологическими и радиоуглеродными данными, а также и другие разрезы болот заповедника «Кивач», в которых слои торфа датированы с помощью расчетного метода, но достаточно точно скоррелированы с эталонными. Нами обработаны 65 повторностей из 18 разрезов болот Мошкарное и Чечкино, где представлено 27 видов торфа, а также 50 повторностей по другим болотам южной и средней Карелии.

Для расчетов аккумуляции использована единая методика. Каждый разрез прежде всего разбивался на одновидовые слои торфа, верхняя и нижняя границы которых приурочивались к датировке по радиоуглероду. При несов-

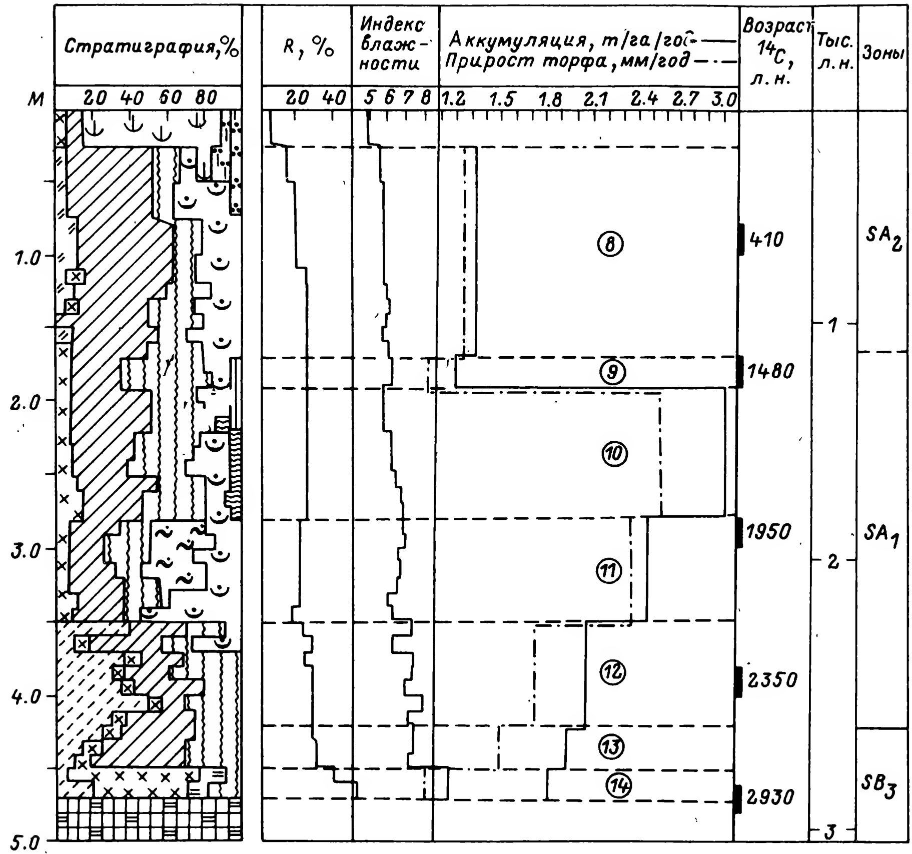


Рис. 6. Стратиграфическая колонка центральной части болота Мошкарное (рис. 1, скв. 5). Радиоуглеродные даты и их индексы: 410 ± 30 (ЛУ-2150), 1480 ± 50 (ЛУ-2151), 1950 ± 40 (ЛУ-2152), 2350 ± 50 (ЛУ-2153), 2930 ± 90 (ЛУ-2154). Остальные обозначения те же, что и на рис. 3, 5.

падении границ с датой по ^{14}C их возраст определялся или с помощью спорово-пыльцевых данных, или через величину прироста торфа, мм/год.

На примере 2 наиболее наглядных разрезов (рис. 5, 6) продемонстрирована вся последовательность расчетов с использованием формулы

$$Ак = \frac{V \cdot OB}{T},$$

где $Ак$ — величина аккумуляции вещества в абсолютно сухом весе (АСВ) на единицу площади в единицу времени, т/га/год; V — объем торфа естественной влажности, м^3/га; OB — объемный вес торфа, т/м^3 (по: Лопатин, Пятецкий, 1977); T — время (в абсолютном летоисчислении) образования того или иного слоя торфа.

В 2 эталонных разрезах болота Мошкарное (рис. 5, 6; табл. 4) встречены 10 низинных видов торфа. Расчеты проводились только для инертного горизонта, находящегося в анаэробных условиях, где процесс разложения уже сильно замедлен. Для верхних слоев торфа (деятельного горизонта) существуют другие методы определения величины аккумуляции (Alm et al., 1992; Tolonen et al., 1992), на которых в настоящей работе мы не останавливаемся.

Прежде чем приступить к обсуждению конкретных данных, приведем усредненные значения аккумуляции по 5 группам низинных торфов (табл. 5).

ТАБЛИЦА 4

Аккумуляция органического вещества в абсолютно сухом весе (АСВ) в низинных видах торфа на болоте Мошкарное (рис. 5, 6)

№ слоя	Вид торфа	Глубина, см (от—до)	Возраст, лет (от—до)	*R*, %	*ОВ*, т/м^3	*V* торфа, м^3/га	*Ак* АСВ, т/га/год	Прирост торфа, мм/год
			Разрез 2					
1	Осоковый	25—100	100—1000	25	0.116	7500	0.97	0.83
2	Тростниково-осоковый	100—160	1000—2100	25—30	0.122	6000	0.67	0.55
3	Сфагново-тростниковый	160—190	2100—2600	25	0.116	3000	0.70	0.60
4	Тростниково-древесный	190—280	2600—3500	35	0.140	9000	1.40	1.00
5	Тростниково-сфагновый	280—350	3500—4000	25	0.116	7000	1.62	1.40
6	Осоково-тростниковый	350—380	4000—4200	25	0.116	3000	1.74	1.50
7	Тростниково-хвощевый	380—400	4200—4350	35	0.140	2000	1.87	1.33
			Разрез 5					
8	Осоковый	25—170	100—1250	20	0.104	14500	1.31	1.26
9	Осоково-тростниковый	170—190	1250—1450	25	0.116	2000	1.16	1.00
10	Тростниково-осоковый	190—280	1450—1800	25	0.116	9000	2.98	2.57
11	Травяно-сфагновый	280—350	1800—2100	20	0.104	7000	2.43	2.33
12	Травяно-гипновый	350—420	2100—2500	25	0.116	7000	2.03	1.75
13	Гипново-травяной	420—450	2500—2700	30	0.128	3000	1.92	1.50
14	Хвощевый	450—470	2700—2900	50	0.176	2000	1.76	1.00

ТАБЛИЦА 5

Аккумуляция органического вещества в низинных торфах болот Мошкарное и Чечкино

Группы видов торфа	*n*	Аккумуляция, т/га/год		Прирост торфа, мм/год		Отношение *Ак* к приросту торфа
		средний показатель	колебания	средний показатель	колебания	
Древесный	10	1.00	0.55—2.03	0.7	0.4—1.3	1.45
Древесно-травяной	15	1.13	0.46—1.76	0.8	0.4—1.1	1.40
Травяно-гипновый	6	1.23	0.46—2.00	1.1	0.5—2.0	1.10
Травяно-сфагновый	7	1.26	0.87—1.63	1.0	0.7—1.2	1.18
Травяной	27	1.27	0.45—2.98	1.0	0.4—2.5	1.16

Примечание. *n* — число повторностей.

И хотя средние показатели *Ак* колеблются незначительно, все же достаточно четко видно, что они уменьшаются в определенном порядке — от травяных, травяно-сфагновых и травяно-гипновых торфов к древесно-травяным и древесным. Диапазон значений *Ак* в пределах всех групп довольно большой. Вполне вероятно, что некоторые средние несколько изменятся при увеличении выборки.

И все же, чтобы быть уверенными в корректности приведенных цифр, мы посчитали величину *Ак* по 10 болотам южной и средней Карелии в целом по колонкам от начала образования торфа и до современности. Непременными условиями при подборе этих стратиграфических колонок были наличие палинологических данных, радиоуглеродных датировок придонных слоев торфа, достаточно однородная торфяная залежь. По низинным торфам величина *Ак* оказалась близкой к приведенным средним показателям (табл. 5). Кроме того, получены данные по переходным травяным и травяно-моховым, а также верховым сфагновым торфам (0.92 и 0.48 т/га/год соответственно).

При сравнении конкретных и усредненных значений *Ак* (табл. 4, 5) установлены следующие закономерности.

1. Увеличение значений *Ак* происходит от «молодых» торфов к более «старым», причем только в залежах с нормальными условиями накопления, т. е. в таких, где прирост торфа приближается к средним значениям по Карелии (Елина и др., 1984).
2. В пределах одних и тех же видов торфа *Ак* всегда (или почти всегда) больше в «старых» торфах по сравнению с «молодыми».
3. Прослеживается четкая зависимость *Ак* от прироста торфа. Отношение первого значения ко второму (коэффициент) в среднем составляет 1.3 с колебанием от 1.16 до 1.45. Отсюда следует, что, зная величину прироста торфа в каждом слое определенного разреза, можно получить близкие к истинным показатели *Ак*.
4. Отклонения *Ак* от средних значений, особенно в сторону их увеличения, свидетельствуют об экстремальном водно-минеральном режиме. Последнее представляет интерес как с точки зрения уровня значимости тех или иных природных факторов для процесса *Ак*, так и для выявления роли конкретных гидрологических условий. Это положение далее рассматривается более детально.

В разрезах болота Мошкарное (рис. 5) и Чечкино (рис. 3) величина *Ак* постепенно увеличивается к основанию залежи. Причем почти все показатели близки к средним. Сравнение одних и тех же видов торфа, например осоково-тростникового «молодого» и более старого, показывает, что в первом случае *Ак* значительно меньше, чем во втором (табл. 4, слои *2*, *6*). Те же закономерности наблюдаются и на болоте Чечкино (скв. 17), где *Ак* в древесном придонном слое почти в 2 раза выше, чем в приповерхностном (2.03 и 1.23 т/га/год), и во столько же раз выше средних значений. Эти факты достаточно хорошо объяснимы: в начальные стадии развития болот условия всегда более благоприятны в отношении гидрологического режима и количества поступающих элементов минерального питания (Елина и др., 1984; Кузнецов, 1985). Отсюда — более высокий прирост фитомассы, быстрый вертикальный рост торфа и большая величина аккумуляции. Например, в придонных слоях разреза 17 болота Чечкино прирост торфа в суббореале составлял 1.4 мм/год, что в 2 раза выше среднего значения для древесных торфов этого периода по всей Карелии. Но в каждом из приведенных разрезов на величину аккумуляции влияли и другие факторы, о чем будет сказано далее.

Совершенно необъяснимое на первый взгляд явление наблюдается в центральной части болота Мошкарное (рис. 6). Максимальная *Ак* органического вещества (2.98 т/га/год) отмечена в середине разреза между датами 1480 ± ± 50 и 1950 ± 40 л. н. в осоково-тростниковом торфе, где прирост его составлял 2.5 мм/год. Как было отмечено выше в разделе о развитии этого болота, существовал гидрологический режим, способствовавший ускоренному накоплению торфа и выравниванию поверхности болота того времени. Близкое явление было отмечено и на болоте Разломное (Шевелин и др., 1988), также расположенном в бассейне Онежского оз. В начальные стадии его развития *Ак* в центральной части достигала 3.5—5.0 т/га/год, а прирост торфа — 2.5—3.7 мм/год.

Объяснения этого феномена мы находим при анализе индивидуальной динамики болот: неравномерности нарастания торфа в разных частях болота в связи с теми или иными показателями гидрологического режима, который, как было отмечено выше, зависел от неотектонических подвижек и трансгрессивно-регрессивной деятельности Онежского оз. Все это в сумме и определяло базис эрозии территории и особенности водно-минерального питания болот.

В какой же степени величина *Ак*, рассчитанная нами с помощью предложенного метода, сопоставляется с литературными данными? Ранее мы рассчитывали *Ак* в пределах временных периодов голоцена от среднего прироста торфа (Елина и др., 1984). При сравнении данных выявлено, что, например, *Ак* в древесных низинных торфах на болотах заповедника «Кивач» составляет 1.0 (табл. 5), а в среднем по Карелии — 0.57—1.4 т/га/год, причем наибольшие цифры относятся к начальным периодам голоцена. Столь же сравнимыми оказались цифры и по другим группам торфов: по низинным травяным — 1.27 («Кивач») и 0.6—1.4 (Карелия), по сфагновым верховым — 0.48 и 0.6—0.7 т/га/год соответственно. Как видно, все эти значения относятся к одному порядку. Если же сравнить наши данные с данными финских ученых (Tolonen, Vasander, 1992), то на первый взгляд они покажутся несопоставимыми. Так, для осоковых болот указанные авторы дают среднее значение аккумуляции углерода 14.1 г/м^2 в год, что составляет примерно 50% от всего аккумулированного органического вещества. В переводе на наши единицы измерения аккумуляция в среднем будет равна 0.28 с колебанием от 0.16 до 0.5 т/га/год. Но и прирост торфа в предложенной финскими авторами выборке значительно ниже, чем на болотах заповедника «Кивач», — в среднем 0.34 (0.18—0.73) мм/год. В изученных нами болотах прирост торфа выше в 2 раза (и более), а значит, и *Ак* должна быть больше, тем более что отношение *Ак* к приросту торфа всегда больше единицы (табл. 5). Таким образом, несоответствие показателей, приведенное для низинных торфов по нашим данным и данным финских авторов, является чисто внешним. Зато по сфагновым торфам значения *Ак* почти одинаковы: у нас — 0.48, у финских ботаников — 0.41 т/га/год; близки и значения прироста торфа.

Заключение

Новые материалы по развитию болот заповедника «Кивач», включающие в себя детальные стратиграфические, палинологические и радиохронологические данные о торфяных и сапропелевых отложениях и опирающиеся на геологическую ситуацию бассейна Онежского оз. и его историю в голоцене, дали определенный толчок для выяснения ряда вопросов. Анализ полученного материала показал, что в развитии болот наблюдаются алогичные, на первый взгляд, моменты. Линии лимнотельматического контакта имеют «бугристую» или ступенчатую поверхность; одновозрастные слои торфа и сапропеля сильно смещены во времени и пространстве; в ряде разрезов отмечено «обратное развитие» в растительности и в наслоениях торфа; некоторые виды торфа имеют исключительно высокие показатели прироста и количества аккумулированного органического вещества.

Наше предположение о довлеющем влиянии палеогидрологии на сукцессионный процесс растительности болот и наслоение торфов подтвердилось. Оказалось, что палеогидрологический режим в бассейне Онежского оз. складывался в зависимости от трансгрессивно-регрессивной его деятельности и неотектоники. Мы пытались выяснить роль и силу влияния палеогидрологии, опираясь на сумму знаний по болотоведению, палеогеографии, геологии и палеолимнологии.

Для этого нам пришлось сделать количественную оценку влажности палеосообществ в ее динамике в каждом из 18 разрезов, скоррелировать синхронные слои торфа и реконструировать изохроны палеоповерхностей болот с интервалом в 1000 лет.

Недоумение по поводу «перелома» изохрон, объединяющих одновозрастные поверхности в озерных и болотных отложениях, нашло объяснение при подключении фактов по динамике сейсмодислокаций в пределах Онежской мульды в голоцене. Если на профилях болот все изохроны от 8 до 5 тыс. л. н. в одном разрезе оказывались на 3 м выше, чем в параллельном, то напрашивается вывод, что это результат неотектонических движений со смещением плит кристаллического фундамента. Этим объясняются и все последующие нарушения закономерностей развития болот и нарастания торфа.

Трансгрессивно-регрессивная деятельность Онежского оз., подробно изученная ранее (Девятова, 1986), также имела прямое влияние на развитие болот. В первой половине голоцена, когда разница уровней поверхностей озера и болот была не столь большой, это влияние было очень сильным и отражалось на развитии болот через базис эрозии.

Подсчитанные индексы влажности палеосообществ во всех разрезах болот и скоррелированные синхронные слои торфа показали, что влажность на болотах менялась в соответствии с изменением уровня воды в Онежском оз. Трансгрессиям соответствовали серии «влажных» сообществ, регрессиям — «сухих». Запаздывание во времени между пиками трансгрессий и регрессий и реакцией растительности болот составляло 150—200 лет. Таким образом, нам удалось выявить достаточно четкие закономерности в развитии болот, находящемся в тесной зависимости от колебаний базиса эрозии территории и неотектоники.

Не только особенности сукцессионных смен растительности, но и скорость накопления торфа, и аккумуляция органического вещества непосредственно зависят от динамики природных процессов в голоцене. Впервые нам удалось получить конкретные значения аккумуляции органического вещества и уловить закономерности этого процесса. Выяснилось, что разные группы торфов характеризуются своими показателями аккумуляции и вполне определенным коэффициентом ее зависимости от величины прироста торфа. В пределах одних и тех же видов торфа аккумуляция всегда больше в начальные периоды развития болот по сравнению с более поздними.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белоусова Н. А. Флористический состав болотных фитоценозов заповедника «Кивач» // Науч. конф. биологов Карелии, посвященная 250-летию АН СССР. Лесоводство, лесохимия, ботаника. Петрозаводск, 1974. С. 89—90. — *Бискэ Г. С.* Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. Петрозаводск: Петрозаводск. кн. изд-во, 1959. 305 с. — *Девятова Э. И.* Природная среда и ее изменения в голоцене (побережье севера и центра Онежского озера). Петрозаводск: Карелия, 1986. 110 с. — *Елина Г. А.* Корреляция спорово-пыльцевых спектров голоцена Карельской АССР, Ленинградской области и Финляндии // Палинология голоцена. М.: Наука, 1971. С. 91—104. — *Елина Г. А., Чачхиани В. Н.* Зональное сопоставление спорово-пыльцевых комплексов голоцена Карелии // Докл. Всесоюз. геогр. о-ва. Апатиты, 1971. С. 20—25. — *Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. Н.* Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с. — *Елина Г. А., Юрковская Т. К.* Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессий растительности болот // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 120—123. — *Журавлев А. П., Лукашов А. Д., Экман И. М., Ильин В. А.* О послеледниковых землетрясениях Карелии по археологическим и геолого-геоморфологическим данным // Опер.-информ. матер. ИГ Карельск. филиала АН СССР. Петрозаводск, 1988. С. 58—62. — *Заповедники* Карелии. М., 1989. 175 с. — *Козлова Р. П.* Растительность и стратиграфия основных типов болот Южной Карелии // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Петрозаводск. кн. изд-во, 1971. С. 73—94. — *Кузнецов О. Л.* Стратиграфия и химические свойства торфяных залежей аапа болот Карелии // Геология и свойства торфяных и сапропелевых месторождений. Калинин, 1985. С. 19—27. — *Кузнецов О. Л., Филимонова Л. В., Максимов А. И., Шевелин П. Ф.* Генезис и стратиграфия болот заповедника «Кивач» // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Тез. докл. XI Всесоюз. полевого семинара-экскурсии по болотоведению. Л., 1991. С. 30—33. — *Лопатин В. Д.*, *Пятецкий Г. Е.* Уравнения зависимости между объемным весом и степенью разложения торфа и значение пересчета агрохимических данных на единицу объема // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск: Петрозаводск. кн. изд-во, 1977. С. 148—149. — *Лукашов А. Д.* Новейшая тектоника Карелии. Л.: Наука, 1976. 108 с. — *Максимов А. И.* Бриофлора болот заповедника «Кивач» // Структура растительности и ресурсы болот Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1988. С. 59—70. — *Пааль Я. Л.*, *Оя Т. А.*, *Колодяжный С. Ф.* Таксономический и временной континуумы растительности. Таллинн: Валгус, 1989. 316 с. — *Солоненко В. П.* Палеосейсмология // Изв. АН СССР. Сер. Физика Земли. 1973. № 9. С. 3—12. — *Тихомиров А. А.* Растительность и флора заповедника «Кивач» // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1988. С. 62—96. — *Филимонова Л. В.*, *Еловичева Я. К.* Основные этапы развития растительности лесов и болот на территории заповедника «Кивач» // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск: Карелия, 1988. С. 94—109. — *Шевелин П. Ф.*, *Елина Г. А.*, *Хомутова В. И.*, *Арсланов Х. А.* Отражение колебаний уровенного режима Онежского озера в растительности и стратиграфии болота Разломное в голоцене // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск: Карелия, 1988. С. 39—59. — *Шнитников А. В.* Теоретические основы многовековой изменчивости общей увлажненности и состояние озер — современное и вероятное будущее // Проблемы исследования крупных озер СССР. Л.: Наука, 1985. С. 5—22. — *Яковлев Ф. С.* Географические комплексы заповедника «Кивач» // Тр. Заповедника «Кивач». Петрозаводск, 1969. Вып. 1. С. 3—21. — *Alm J.*, *Tolonen K.*, *Vasander H.* Apparent carbon accumulation of peat studied on precise dating of layers // Suo. 1992. Vol. 43. N 4-5. P. 191—194. — *Franzen L. G.* Can earth afford to lose the wetlands in the battle against the increasing greenhouse effect // Proc. 9-th Int. Peat Congr. Uppsala, 1992. Vol. 1. P. 1—18. — *Tolonen K.*, *Vasander H.*, *Damman A. W. H.*, *Clymo R. S.* Rate of apparent and true carbon accumulation in boreal peatlands // Там же. P. 319—333. — *Tolonen K.*, *Vasander H.* Rate of net accumulation of carbon in peat layers, with special emphasis on the past few hundred years // The Finnish research programme on climate change. Publications of the Academy of Finland. Helsinki, 1992. N 3. P. 219—225.

Институт биологии
КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 10 VI 1993

SUMMARY

Reconstruction of a hydrological regime of mires within large time blocks of Holocene has enabled us to co-ordinate their vegetation development with regional environmental changes. The development of mires within Lake Onega basin was found to be affected by neotectonic processes and the transgressive activity of the lake (which finally have determined the erosion basis of the area). It was shown that at the initial stages of mire development cetrain dependences existed between transgressions and regressions of the lake when «wet» communities corresponded to the former and «dry» ones to the latter, but with a 150—200 year delay.

The rate of organic matter accumulation in peat is dependent on the same processes. When calculating the concrete values of accumulation by the original method their dependences on the composition of communities, moistening conditions and habitat nutrient content were also obtained.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.143.6 : 638.111
© 1994

М. А. Гусаковская, Мохамад Али Наджар

ГИНОГЕНЕЗ В КУЛЬТУРЕ НЕОПЛОДОТВОРЕННЫХ ЗАВЯЗЕЙ И СЕМЯПОЧЕК ПШЕНИЦЫ

M. A. GUSAKOVSKAYA, MOHAMAD ALI NAJAR. GYNOGENESIS IN CULTURES OF OVARIES AND OVULES OF *TRITICUM AESTIVUM* L. (*POACEAE*)

Проведено морфологическое исследование гиногенеза при культивировании семяпочек, завязей и цветков *Triticum aestivum*. Исследованы 23 сорта мягкой яровой пшеницы. Опробованы ряд сред, различающихся по основному составу, гормональным добавкам, подложкам, консистенции, и несколько методик культивирования. Наиболее эффективными оказались инокуляция в жидкую среду MS, обедненную гормональными добавками, культивирование в темновом режиме в течение 1 мес, пересадка на твердую среду с гормональными добавками и повторные пересадки на новую среду каждые 10 дней. Показано, что культивирование не блокирует гиногенез, но тормозит его тем сильнее, чем на более ранней стадии выполняется инокуляция. При инокуляции семяпочек и завязей на стадии макроспоры и культивировании в течение 1—3 мес выявляются стадии зрелого 8-ядерного зародышевого мешка (ЗМ8), а при культивировании в течение 5—9 мес возникают эмбриогенные структуры. Регулярное появление эмбриогенных структур наблюдается при инокуляции завязей на стадии ЗМ8, а при инокуляции цветков на стадии ЗМ8 выход эмбриогенных структур становится массовым. У сорта Siete Cerros получены 5 проростков, из них 2 были выращены в целые растения. Анализ клеток корня на содержание ДНК показал, что растения являются гиногенетическими гаплоидами.

Эмбриогенез in vitro представляет несомненный интерес с точки зрения экспериментальной эмбриологии. Андрогенез и гиногенез позволяют получить материал с моносексуальной наследственностью, необходимый в исследованиях по мутагенезу, в растительной вирусологии. С получением растений гиногенетического происхождения селекция связывает надежды на выведение сортов важных сельскохозяйственных культур, свободных от некоторых генетически обусловленных вирусных болезней, от генов альбинизма и других нежелательных генов, передающихся по мужской линии. Однако работы по гиногенезу, будучи сопряженными с существенным возрастанием экспериментальных трудностей (Zhu, Wu, 1979; Zhu et al., 1981a, b; Haploids..., 1986), менее распространены. Серьезными препятствиями для них остаются низкий процентный выход эмбриоидов, неопределенность условий, оптимальных для индукции эмбриогенеза, видоспецифичность этих условий.

Цель данной работы состояла в определении условий, обеспечивающих индукцию эмбриогенеза у *Triticum aestivum* L. и регулярное формирование в культуре гиногенетических эмбриогенных структур и эмбриоидов. При этом имелись в виду условия культивирования, в достаточной мере не зависящие от генотипических особенностей посадочного материала.

Нас интересовала оценка влияния следующих физиологических составляющих названных условий:

— предварительная обработка холодом;
— твердая или жидкая консистенция посадочной среды;
— светотемновой режим культивирования;
— продолжительность культивирования;

— режим проведения пассажей.

В качестве возможной предварительной обработки рассматривалось также провокационное опыление чужеродной пыльцой.

В отношении используемых сред ставилась задача подбора следующих их компонент:

— основного состава;

— гормональных добавок на разных этапах культивирования;

— подложки.

Исходя из известных данных, мы допускали два пути гиногенетического эмбриогенеза in vitro у пшеницы: непосредственно из клеток формирующегося макрогаметофита и опосредованно, через дедифференцировку и промежуточное формирование каллусных клеток. Возможно было сочетание обоих путей, как это имеет место, например, у риса, кукурузы, сахарной свеклы, гевеи. В связи с этим была поставлена задача проведения сравнительного морфологического анализа развивающихся эмбриогенных структур in vitro и поиска различий между ними. Для расширения анализируемого материала предполагалось использовать экспланты типа целых цветков, завязей и семяпочек, выделенных из цветков на разных стадиях формирования зародышевого мешка (ЗМ) — от стадии макроспоры до стадии зрелого 8-ядерного ЗМ, а также фрагменты завязей и семяпочек, полученные путем механического нарушения их целостности.

Материал и методы исследования

Работа ведется с 1987 г. Исследовано 23 сорта яровой мягкой пшеницы. Из них культивируются: 16 — на территории бывшего СССР (Целинная Юбилейная, Казахстанская-3, Казахстанская-4, Казахстанская-5, Казахстанская-6, Казахстанская-9, Lutestens-758, Lutestens-801, Lutestens-920, Родина, Московская-35, Саратовская-29, Партизанка, Мироновская, Мир, Целиноградка), 2 — в Мексике (Siete Cerros, Mexipak), 1 — в Республике Болгария (Losen-16), 4 — в Сирийской Арабской Республике (Sham-3, Sham-4, Sham-5, Sham-8). Материал частично собран в полевых условиях, большей частью выращен на экспериментальном участке Ботанического сада МГУ, в теплицах биологического факультета МГУ и Института физиологии растений РАН. Общими для всех сортов в режиме выращивания были следующие условия: температура днем +25, ночью +20 °С, продолжительность светового дня 16 ч, интенсивность освещения 2 × 10 лк.

Для получения эксплантов брали цветки, завязи, семяпочки и фрагменты, выделенные механическим путем. Всего было выполнено 27 875 инокуляций.

Контроль за стадией развития ЗМ в эксплантах вели путем морфологического анализа пыльцы того же цветка. Различали следующие стадии: археспориальной клетки в начале формирования (АК); археспориальной клетки на этапе обособления от нуцеллярных клеток, когда закладывается первичный слой внутреннего интегумента (макроспороцит, МЦ); археспориальной клетки, вступившей в профазу первого деления мейоза (мейоцит, МЕ); диады (Д); тетрады (Т); материнской клетки ЗМ (макроспора, МС); 2-, 4- и 8-ядерных ЗМ (ЗМ2, ЗМ4, ЗМ8). Для определения соответствия стадии развития пыльцы в ЗМ использовали стандартную методику (Куперман и др., 1978). Контроль дублировали морфологическим анализом состояния формирующегося ЗМ в цветках того же соцветия. Контрольный материал фиксировали глютаральдегидом. Окрашивание в зависимости от цели вели гематоксилином Майера, смесью кислого фуксина и метиленовой сини, ацетокармином, галлоцианином — хромовыми квасцами, реактивом Шиффа. Заливку в парафин, резку на микротоме с толщиной среза 10 мкм и подготовку препаратов для анализа выполняли по стандартной методике (Пирс, 1956; Паушева, 1974).

Выделенные для приготовления эксплантов цветки в зависимости от эксперимента подвергали следующим воздействиям:

— выдерживанию на холоде при температуре +10 °С от 1 до 14 сут;

— на стадии ЗМ8 — провокационному опылению пыльцой, взятой от *Dactylis glomerata* L.

Для культивирования эксплантов были использованы 7 основных сред: Мурасиге—Скуга (MS) (Murashige, Skoog, 1962); Гамборга (С) (Gamborg, Eveleigh, 1968); Нича (F) (Nitsch, Nitsch, 1969); китайские среды (D и E) (Zhu et al., 1981a, b); Миллера (G) (Miller, 1963); модифицированная среда (H) (Radhavan, Torrey, 1963). Культивирование проводили как в световом, так и в темновом режимах, осуществляя визуальный контроль за выживаемостью. Продолжительность культивирования варьировали: 1, 5, 7, 10 сут; 1, 1.5, 2, 3, 4, 5, 9 мес. После культивирования в течение 1 мес эксплант пересаживали в новую среду и повторяли пересадки каждые 10 сут (А—А11 — варианты сред MS жидкой консистенции, А12—А21 — варианты сред MS твердой консистенции). С целью определения оптимального состава сред на разных этапах культивирования меняли концентрацию агара, гормональные добавки (кинетин — 0.1, 0.2, 0.5, 1.0, 2.0, 3.0 мг/л; 2.4D — 0.033, 0.1, 0.2, 1.0, 1.5, 2.0 мг/л).

Результаты исследования

1. Культивирование фрагментов. При инокуляции фрагментов, полученных из цветков с ЗМ на стадиях МС, ЗМ2, ЗМ4, ни в одном из экспериментов не было обнаружено признаков формирования эмбриогенных структур. Не отмечено случаев появления каллусных клеток. Культуры фрагментов сравнительно быстро деградировали и погибали. Картина не менялась при смене донора (Партизанка, Целинная Юбилейная, Мироновская).

2. Культивирование семяпочек (табл. 1). Активность семяпочки в культуре внешне проявляется в ее набухании, росте, изменении ее консистенции, цвета и прозрачности. При формировании зародыша семяпочка отслаивается от него пустой обесцвеченной рыхлой оболочкой. В большинстве случаев рост семяпочки прекращался и она стабилизировалась в определенном состоянии без внешних признаков как активности, так и деградации. Последняя наступала лишь спустя достаточно продолжительное время. По данным морфологического анализа, при некрозе первыми начинают разрушаться периферийные клетки нуцеллуса, затем процесс дегенеративной трансформации распространяется к центру семяпочки.

При инокуляции семяпочки на стадии АК и непродолжительном (до 5 сут) культивировании мы не наблюдали признаков продолжения процесса макроспорогенеза. При более продолжительном (1—2 мес) культивировании в семяпочках начинают появляться МЦ, МЕ, Д и даже Т (табл. 1). Для этого, однако, необходима предварительная обработка холодом. При инокуляции семяпочек на стадиях АК—МЕ без такой обработки и культивировании в течение 1 мес следующие за АК—МЕ стадии не обнаружены. При продолжении культивирования до 9 мес картина остается той же. Ни смена сред (А12, С, D, E, F, G, H), ни смена донора (Lutestens-920, Mexipak, Losen-76, Siete Cerros, Sham-5, Родина, Казахстанская-3, Казахстанская-4, Казахстанская-5, Целинная Юбилейная) заметного влияния на нее не оказывают. В конечном счете все подобные культуры погибали от некроза.

Если инокуляция семяпочек после предварительной обработки холодом (1—2 сут) происходила на стадии МС, то после культивирования в течение 1—2 мес процесс формирования ЗМ in vitro доходил до стадии ЗМ4—ЗМ8. При

ТАБЛИЦА 1

Формирование репродуктивных структур в культурах семяпочек при изменении стадии инокуляции и продолжительности культивирования

Стадия инокуляции	Продолжительность культивирования, мес	Число наблюдений	%, наблюдавшихся структур в конце срока культивирования				
			МЦ	МЕ	Д	Т	
Археспориальная клетка	1	182	10	16	5	1	
	2	184	11	15	9	2	
			ЗМ2	ЗМ4	ЗМ8	ПЭ	Э
Макроспора	1	80	20	25	15	—	—
	2	40	—	35	10	—	—
	5	27	—	—	44	—	7
	9	21	—	—	48	5	—
			ЗМ8	ПЭ		З	
8-ядерный зародышевый мешок	1	120	46	7		7	
	2	145	39	16		5	

Примечание. Принцип построения таблиц можно пояснить на примере табл. 1 следующим образом. Рассматривается серия экспериментов, в которых семяпочки всех 23 сортов инокулировали на стадиях археспориальной клетки, макроспоры или 8-ядерного зародышевого мешка. Культивирование вели от 1 до 9 мес в условиях, описанных в тексте статьи. Объем выборки представлен в графе «Число наблюдений». По отношению к этому объему дан процентный выход наблюдавшихся структур: макроспороцитов, мейоцитов, диад, тетрад, 2-, 4-, 8-ядерных зародышевых мешков, проэмбрио и зародышей. В таблице показана интегральная картина. С дифференцированными по сортам и условиям культивирования данными можно ознакомиться в диссертации Мохамада Али Наджара «Морфофизиологические основы гиногенеза пшеницы в культуре in vitro» (биологический факультет МГУ. М., 1990).

сравнительном морфологическом анализе не обнаружено различий между репродуктивными структурами, развивающимися in vitro и in vivo. При продолжении срока культивирования до 5—9 мес отмечено появление проэмбрио (ПЭ) (Losen-76, среда А) и даже зародышей (З) (Losen-76, среда А) (табл. 1). Увеличение продолжительности предварительной обработки холодом до 14 сут, инокуляция семяпочек на стадиях ЗМ1—ЗМ4 и культивирование их в течение 1—1.5 мес не привели к увеличению выхода эмбриогенных структур, наоборот, у некоторых сортов они отсутствовали (Казахстанская-4, Казахстанская-5, среды MS A12, C, D, E, F, G, H). Та же ситуация имела место при инокуляции семяпочек на стадии ЗМ2 с предварительной обработкой холодом в течение 3—5 сут и последующим культивированием в течение 1—2 мес (Losen-76, среда A1).

В серии экспериментов с семяпочками, выделенными на стадии ЗМ8 после 1-суточного выдерживания цветков на холоде, была сделана попытка индуцировать эмбриогенез in vitro путем провокационного опыления. Культивирование в течение 1 мес (Целинная Юбилейная, среда A15) не привело к ожидаемому эффекту, однако при увеличении продолжительности культивирования до 2 мес было найдено 9% проэмбрио (Казахстанская-3, Siete Cerros, среды A, A15, C). Чтобы определить, в какой мере последний результат мог быть обусловлен именно провокационным опылением, мы исключили его из предварительной обработки. После 2-суточного выдерживания цветков Siete Cerros на холоде, инокуляции семяпочек в жидкую среду MS без гормональных добавок и культивирования в течение 1 мес в темновом режиме было получено 14% проэмбрио и 25% зародышей (в % от числа выявленных эмбриогенных структур). При повторном эксперименте при культивировании в течение 2 мес получено 40% проэмбрио и 30% зародышей. При тех же условиях культивирования семяпочек сорта Losen-76 в течение 1 мес образовалось 15% проэмбрио. При увеличении продолжительности до 2 мес эмбриогенных структур обнаружить не удалось.

ТАБЛИЦА 2

Формирование репродуктивных структур в культурах завязей при изменении стадии инокуляции и продолжительности культивирования

Стадия инокуляции	Продолжительность культивирования, мес	Число наблюдений	% наблюдавшихся структур в конце срока культивирования				
			МЦ	МЕ	Д	Т	МС
Археспориальная клетка	1	2715	1	4	1	1	—
	2	1810	1.4	4	3	4	—
	3	90	—	8	4	7	—
	4	270	0.3	4	—	0.3	0.3
			ЗМ2	ЗМ4	ЗМ8	ПЭ	З
Макроспора	1	2030	—	1	12	1	1
	2	620	—	3	14	—	—
	5	150	—	—	8	1	2
	9	90	—	—	5	3	2
			ЗМ8	ПЭ		З	
8-ядерный зародышевый мешок	1	2085	12	3		4	
	2	1550	6	3		6	
	3	250	5	—		1	
	4	120	8	—		1	
	8	60	5	—		—	

3. Культивирование завязей (табл. 2). При инокуляции завязей на стадии АК и культивировании их в течение 1 мес в культуре регулярно наблюдаются стадии МЕ, Д и даже Т. При увеличении продолжительности культивирования до 2 мес чаще начинают встречаться более поздние стадии развития ЗМ, регулярно появляются Т, однако даже при культивировании в течение 3 мес МС обнаружены не были. Увеличение продолжительности предварительной обработки холодом сказывается отрицательно. Так, при холодовой обработке в течение 5 сут и культивировании в течение 1 мес не наблюдались стадии развития ЗМ, следующие за МЦ (Мир, Siete Cerros, среды А, А4). При культивировании до 2 мес картина не менялась.

Холодовая обработка в течение 1—5 сут, инокуляции завязей на стадиях АК—МЕ и культивирование в течение 1—2 мес приводят к сравнительно частому появлению Д и Т, но и в этих экспериментах МС не отмечены (Mexipak, Losen-76, Партизанка, Мироновская, Siete Cerros, среды А, А4, А5, А8). В отсутствие холодовой обработки после культивирования завязей сорта Mexipak в течение 1 мес обнаружено 60% МЦ, 20% МЕ и 20% Д. После 3-суточного выдерживания на холоде и культивирования завязей сорта Мироновская в тех же условиях получено 64% МЕ, 29% Д и 14% Т (если принять за 100% структуры, полученные у сорта Мир) (среды А, А4). Обработка холодом в течение 5 сут, по-видимому, оказывает неблагоприятное воздействие. В случаях, когда такая обработка дает положительный эффект, последний может быть обусловлен более поздней стадией инокуляции, как это имело место, например, у сорта Sham-3, когда завязи инокулировали на стадии МЕ и после культивирования в течение 1 мес было получено 20% МЕ, 47% Д и 33% Т.

В отличие от вариантов с удлинением холодовой обработки увеличение продолжительности культивирования сказывается только положительно. Это хорошо видно в экспериментах, где культивирование длилось от 1 до 2 мес для тех же доноров, при тех же предварительной обработке и условиях культивирования. После 4 мес в одном случае была найдена МС (Lutestens-801, среда А), а после 5 мес были выявлены 12 полностью сформированных зрелых ЗМ8 (Sham-4, среда А).

При инокуляции завязей сорта Lutestens-758 на стадии МС без обработки холодом и культивировании в течение 1 мес в жидкой среде MS без гормональных добавок (А) обнаружено 75% ЗМ8, 8% проэмбрио и 17% зародышей. Попытки повторить этот результат, используя другие среды, успеха не имели. Не был получен аналогичный результат и при работе с другими донорами при той же среде, с предварительной обработкой холодом от 1 до 10 сут и культивированием в течение 1—2 мес. Возможно, наблюдаемые различия в результатах обусловлены сравнительно бедной статистикой в работе с другими донорами (Целинная Юбилейная, Losen-76, Родина, Мир, Sham-4). Число инокуляций завязей сорта Lutestens-758 было максимальным для данной серии экспериментов. В связи с этим обратим внимание на результат работы с завязями сорта Sham-3, где при вдвое меньшей статистике получено 53% ЗМ8 и 2% проэмбрио. Формирование проэмбрио, однако, здесь могло носить и спонтанный характер.

При инокуляции завязей на стадии ЗМ1 и культивировании в течение 1 мес эмбриогенные структуры обнаружены не были (Московская-35, среда F). При культивировании в течение 2—6 мес эти структуры начинают появляться, и с увеличением продолжительности культивирования их процентный выход заметно возрастает (Московская-35, среда А).

В серии экспериментов с инокуляцией завязей на стадиях ЗМ1—ЗМ8 была сделана попытка оценить влияние продолжительности предварительной обработки холодом и осуществить выбор среды, в достаточной мере пригодной для индукции и поддержания гиногенеза in vitro независимо от генотипа донора.

При инокуляции завязей сортов Казахстанская-4 и Казахстанская-5 на стадиях ЗМ1—ЗМ4, культивировании в течение 10 сут, 1, 1.5 и 11 мес ни одна из использованных твердых сред не имела заметного преимущества. Более того, ни в одном из экспериментов не были отмечены эмбриогенные структуры; в конце любого срока культивирования встречались только ЗМ на разных стадиях формирования. Обработка холодом в течение 4 сут, инокуляция завязей сорта Саратовская-29 в жидкую среду MS без гормональных добавок и культивирование в течение 3—6 мес дали положительный результат. Были выявлены проэмбрио и эмбриоиды. При обработке холодом в течение 5 сут, инокуляции завязей сорта Целинная Юбилейная на стадиях ЗМ1—ЗМ8 в жидкую среду MS с гормональными добавками (среды А4, А5, А6) и культивировании в течение 1—2 мес эмбриогенных структур обнаружить не удалось. Тот же результат был получен при инокуляции завязей сорта Losen-76 на стадиях ЗМ2—ЗМ4 после 1-суточной обработки холодом и культивировании в течение 1 мес. Увеличение продолжительности обработки холодом до 5 сут и продолжительности культивирования до 2 мес не привело к изменению результата.

В работе с сортом Lutestens-758 обработка холодом была снята; завязи инокулировали на стадиях ЗМ4—ЗМ8 и культивировали в течение 6—8 мес в жидкой среде MS и в ряде твердых сред с добавками фитогормонов (А2, С, D, E, F, G, H). Во всех этих экспериментах выход эмбриогенных структур отсутствовал. Положительный результат был получен при инокуляции завязей сорта Lutestens-920 на стадиях ЗМ2—ЗМ4 после обработки холодом в течение 1 сут и культивировании в течение 20 сут в жидкой среде MS без гормональных добавок. Обнаружено 18% проэмбрио и 18% зародышей. Заметим, однако, что здесь, как и ранее в работе с завязями сорта Lutestens-758 на стадии МС, статистика была максимальной для данной серии экспериментов.

В следующей серии экспериментов завязи инокулировали на стадии ЗМ8 с предварительной обработкой холодом в течение не более 5 сут. Предполагая наличие в эксплантах полностью сформированного ЗМ, готового к оплодотворению, мы попытались оценить эффект воздействия провокационного опыления чужеродной пыльцой (*Dactylis glomerata*) на гиногенез in vitro. При

ТАБЛИЦА 3

Формирование эмбриогенных структур в культурах цветков на стадии инокуляции 8-ядерного зародышевого мешка при изменении продолжительности культивирования

Продолжительность культивирования, мес	Число наблюдений	% наблюдавшихся структур в конце срока культивирования			Число проростков	Число растений
		ЗМ8	ПЭ	З		
1	229	13	16	14	—	—
2	179	11	20	22	—	—
3	219	9	16	19	3	1
4	82	32	7	22	—	—

обработке холодом в течение 1 сут, инокуляции завязей сортов Казахстанская-3, Казахстанская-9, Целинная Юбилейная на стадии ЗМ, воздействии на них указанным провокационным опылением и культивировании в течение 1—2 мес в ряде твердых сред с добавками фитогормонов (А15, С, D, Е, F, G, Н) эмбриогенные структуры либо не были обнаружены, либо появлялись в незначительном числе в виде проэмбрио, однако и в этих случаях их процентный выход был заметно ниже, чем в остальных экспериментах той же серии, где провокационное опыление не использовалось, а культивирование велось в жидкой среде MS без гормональных добавок.

4. Культивирование цветков (табл. 3). Согласно данным контроля, все инокулируемые цветки содержали полностью сформированные ЗМ (стадия ЗМ8). В отсутствие холодовой обработки цветков сорта Lutestens-920 при инокуляции их в жидкую среду без гормональных добавок и культивировании в течение 1—4 мес был получен высокий и достаточно устойчивый процент выхода эмбриоидов (табл. 3). Такую же картину мы наблюдали при работе с цветками сорта Siete Cerros с предварительной холодовой обработкой в течение 2—4 сут (среды А, А10, А11).

Массовый выход зародышей позволил нам заняться обработкой методики культивирования цветков in vitro и техники проведения пассажей. Для последних 720 инокуляций мы старались выделить цветки, как можно меньше нарушая их целостность, оставляя в них плаценту, а зачастую и лодикулу. Посадки осуществляли только в жидкую среду MS без добавок фитогормонов и культивировали в течение 1 мес в темновом режиме. Далее выполняли пересадку на твердую среду MS с гормональными добавками (А2, А20) и повторяли пассажи, используя аналогичные среды, каждые 10 сут, меняя иногда добавки.

В результате были получены не только зародыши, но и 5 проростков, пересаженных далее в среду для укоренения (А21); 2 проростка удалось вырастить в целые растения. Оба растения после образования 13 листьев в течение 10 мес, видимо, исчерпали свой морфогенетический потенциал и погибли, не достигнув фазы цветения. В результате сравнительного анализа плоидности клеток из корней и клеток корня контрольного растения установлено, что полученные регенеранты являются гаплоидными растениями. Фрагменты их листьев были взяты для проведения эксперимента с целью исследования формирования гаплоидных каллусных клеток.

Обсуждение

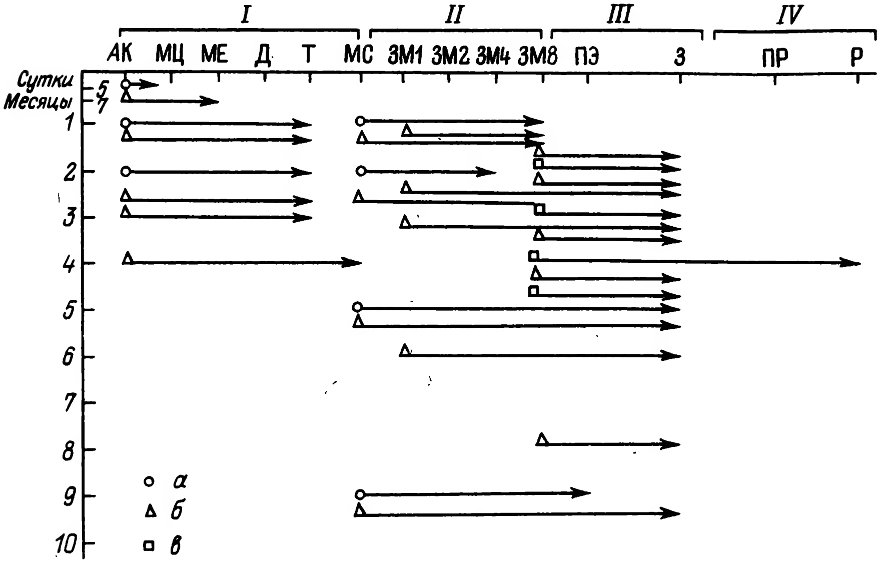
Из результатов выполненных экспериментов следует, что гиногенез in vitro у *Triticum aestivum* в рассмотренных условиях осуществляется путем формирования зародышевого мешка и развития яйцеклетки в зародыш.

Признаки дедифференцировки и каллусообразования при этом не отмечены. Показательно, что ни в одном из экспериментов каллусных клеток найдено не было. Механическое нарушение целостности репродуктивного органа при его фрагментации приводило к блокировке не только макроспорогенеза, но, по-видимому, и других процессов, необходимых для жизнедеятельности органа, что свитедельствует о его высокой функциональной интегрированности, отсутствии характерного для ряда других органов растений регенеративного потенциала. Отсюда понятна сравнительно быстрая гибель культур фрагментов.

Согласно литературным данным (Батыгина, 1974, 1987; Поддубная-Арнольди, 1976), процесс макроспорогенеза у *Triticum aestivum* in vitro длится от 25 до 30 сут. Появление диад и тетрад при культивировании семяпочек в течение 1—2 мес свидетельствует о том, что инокуляция последних даже на ранних стадиях (АК—МЕ) не блокирует макроспорогенез, а скорее задерживает и растягивает его. Отсутствие стадии макроспоры независимо от генотипических особенностей донора, предварительной обработки и условий культивирования обусловлено, возможно, самим характером такой радикальной хирургической операции, как выделение семяпочки и перенос ее в искусственную среду, разрушающей необходимые для завершения этапа макроспорогенеза интегральные связи организма с его репродуктивным органом. При инокуляции семяпочек на стадии макроспоры формирование зародышевого мешка in vitro продолжается также с заметной задержкой вплоть до стадии зрелого ЗМ8. Морфологических различий между стадиями развития ЗМ in vivo и in vitro мы не обнаружили, что свидетельствует о реализации в том и другом случаях одной и той же генетической программы развития, о детерминированном характере процессов формирования макрогаметофита. Изменение внешних условий может повлиять на изменение временнóй структуры процесса, не вызывая его качественной реорганизации. Центростремительная направленность процесса некроза и гибели культуры семяпочек указывает на внешнюю причину деградации — отсутствие необходимого физиологического воздействия в данных условиях культивирования. При инокуляции семяпочек на более поздних стадиях развития ЗМ (ЗМ1—ЗМ2) картина не меняется. В культурах семяпочек, инокулированных на стадиях ЗМ8, эмбриогенез in vitro удается довести до формирования проэмбрио и даже зародышей. В этих случаях, однако, мы не наблюдали соответствующего in vivo развития эндосперма. Морфологически сходные стадии его формирования появлялись с относительной задержкой, чем, видимо, можно объяснить отсутствие дальнейшего развития зародышей в проростки.

Сказанное сохраняет смысл и при рассмотрении результатов работы с завязями. Образование макроспоры, наблюдавшееся в единичном случае при инокуляции завязей на стадии АК—МЕ, носит, по-видимому, спонтанный характер. Культивирование завязей, инокулированных на стадиях МС—ЗМ4, регулярно приводит к формированию зрелого ЗМ8. Случаи формирования проэмбрио и зародышей заметно возрастают. Однако даже при инокуляции на стадии ЗМ8 случаев развития зародышей в проростки не отмечено.

В работе с завязями подтверждается необходимость предварительной обработки холодом. Оптимальная продолжительность ее зависит, вероятно, от генотипа донора, стадии инокуляции и условий культивирования и составляет, согласно полученным результатам, 1—4 сут. Увеличение продолжительности культивирования однозначно дает только положительный эффект. Заметим, что гаметофитогенез in vivo завершается спустя 10—15 сут от начала формирования макроспоры; 3—5 сут требуется для подготовки половых клеток гаметофита к оплодотворению; 20—25 сут после опыления необходимо для формирования зародыша (Поддубная-Арнольди, 1976). Таким образом, при инокуляции семяпочек на стадии макроспоры следует примерно через 1 мес ожидать завершения формирования ЗМ, а при инокуляции на стадии ЗМ8



Развитие репродуктивных структур в культуре in vitro.

Стадия развития: *I* — макроспорогенез, *II* — гаметофитогенез, *III* — эмбриогенез, *IV* — органогенез. Тип экспланта: *а* — семяпочки, *б* — завязи, *в* — цветки. По горизонтальной оси — стадия инокуляции; по вертикальной оси — время культивирования. ПР — проросток, Р — растение. Остальные обозначения объяснены в тексте.

следует через такое же время ожидать появления зародышей. С учетом возможной задержки гаметофито- и эмбриогенеза in vitro нашими данными подтверждаются эти оценки (см. рисунок).

Увеличение продолжительности культивирования положительно сказывается и при инокуляции цветков на стадии зрелого зародышевого мешка. Несмотря на массовый выход зародышей, развитие их в проростки состоялось лишь в отдельных редких случаях. Формирование колеоптиле указывает на нормальное завершение эмбриогенеза in vitro. Вариации в предварительной обработке и в средах культивирования ситуации не меняют. Анализ полученных данных позволяет предположить, что здесь, как и ранее, фактором, лимитирующим образование регенерантов и увеличение их процентного выхода, является отсутствие соответствующего развития зародыша и нормально функционирующего эндосперма.

При проведении экспериментов выявлено важное отличие гиногенеза от андрогенеза, выражающееся в возможности завершения развития женского гаметофита при сохранении целостности цветка. Нарушение же целостности пыльника не влияет на развитие мужского гаметофита. В культурах цветков партеногенетическое развитие яйцеклетки происходит с высокой частотой, однако развитие зародыша в проросток, как правило, блокируется на глобулярной или сердцевидной стадии либо в начале органогенеза. Вероятно, существуют условия, позволяющие преодолеть эту блокировку. Поиск таких условий оправдан и может быть осуществлен с помощью разработанной методики, обеспечивающей регулярную индукцию эмбриогенеза in vitro.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с — *Батыгина Т. Б.* Хлебное зерно. Атлас. Л.: Наука, 1987. 103 с. — *Куперман Ф. М., Мурашев В. В., Ананьева Л. В.* Методические указания по определению потенциальной и реальной продуктивности пшеницы. М.: ВАСХНИЛ, 1978. 46 с. — *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с. — *Пирс Э.* Гистология: теоретическая и прикладная. М.: ИЛ, 1956. 962 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 598 с. — *Хруст Ю. Р., Козлов Д. А., Литинская Л. Л.* и др. Цитофотометрия соприкасающихся объектов с помощью метода логарифмического экрана // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1984. № 1. С. 59—62. — *Gamborg O. L., Eveleigh D. E.* Culture methods and detection of glucanases in cultures of wheat and barley // Can. J. Biochem. 1968. Vol. 46. N 5. P. 417—421. — *Haploids* of higher plants in vitro / Ed. by Hu Han, Yang Hongyuan. Berlin et al.: Springer-Verlag, 1986. 250 p. — *Miller C. O.* Kinetin and kinetin-like compounds // Mod. Meth. Pflanzenanal. 1963. Bd 6. H. 6. S. 194—202. — *Murashige T., Skoog F.* A revised medium for rapid and bioassays with tobacco tissue culture // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15. N 2. P. 473—497. — *Nitsch J. P., Nitsch C.* Haploid plants from pollen grains // Science. 1969. N 163. P. 85—87. — *Radhavan V., Torrey Y. G.* Growth and morphogenesis of globular and embryos of *Capsella* in culture // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 6. P. 540—551. — *Zhu Z. C., Wu H. S.* In vitro induction of haploid plantlets from unpollinated ovaries of *Triticum aestivum* and *Nicotiana tabacum* — Acta genet. sinica. 1979. Vol. 6. N 2. P. 181—184. — *Zhu Z. C., Wu H. S., An Q. K.* et al. Induction of haploid plantlets from unpollinated wheat ovaries cultured in vitro // Acta genet. sinica. 1981a. Vol. 8. N 4. P. 386—390. — *Zhu Z. C., Wu H. S., An Q. K., Liu Z. Y.* Induction of haploid plantlets from unpollinated ovaries of *Triticum aestivum* cultured in vitro // Acta genet. sinica. 1981b. Vol. 8. N 4. P. 390—396.

Московский государственный
университет

Получено 12 II 1992

SUMMARY

Embryogenesis in ovaries, ovules and whole, flowers of *Triticum aestivum* cultured in vitro has been investigated. 23 sorts of soft summer wheat and 20 variantius of culture media has been tested. A culture technique which guarantees a regular receiving of haploid gynogenetic embryoids has been worked out. No evidence of differentiation, callusogenesis and somatic embryogenesis was registered in experiments carried out with this method. Macrosporo- and macrogametophytogenesis in vitro showed no morphological deviations from that in vivo. Without exception the ovicell was the initiatial cell of the developing embryoid. Other elements of the embryo sac did not produce embryogenic structures. The developing embryoid shows morphological similarity to zygotic embryo. In some cases slower development of endosperm in vitro compared to that of in vivo was registered. The frequency of inducted haploid embryos increases when explants containing the macrogametophyte at later stages of formation were inoculated. The probability of the development of embryoid into the shoot of haploid regenerant plant greatly depends on the whole of reproductive organ during inoculation.

УДК 582.998 : 527.7 (470.34)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 1

**А. В. Димитриев, Н. В. Абрамов, И. Л. Мининзон, В. Г. Папченков,
А. Н. Пузырев, Н. С. Раков, Т. Б. Силаева**

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* (*ASTERACEAE*) В ВОЛЖСКО-КАМСКОМ РЕГИОНЕ

A. V. DIMITRIEV, N. V. ABRAMOV, I. L. MININZON, V. G. PAPCHENKOV, A. N. PUZYRYEV, N. S. RAKOV, T. B. SILAEVA. ON THE DISTRIBUTION OF *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* (*ASTERACEAE*) IN THE VOLGA-KAMA REGION

Впервые приводятся обобщенные материалы о распространении *Ambrosia artemisiifolia* на территориях Чувашии, Марий-Эл, Татарстана, Удмуртии, Мордовии, а также Нижегородской и Ульяновской областей.

Среди адвентивных растений несомненный интерес для науки и практики представляют карантинные растения. В последние десятилетия некоторые из них начали активно распространяться и заселять большие территории. Ведущее место занимает североамериканский вид *Ambrosia artemisiifolia* L., который на родине был настолько редким, что отмечен лишь в 1838 г. (Ковалев, 1989). Распространение его на территории бывшего СССР носит характер экологического взрыва. Появление видов здесь датируется 1918 г., когда он был найден в окр. г. Ставрополя (Амелин, 1936); вторая находка была сделана лишь в 1929 г. в окр. г. Орджоникидзе (Сорные..., 1935). По данным Т. К. Клюшкина и др. (1962), в РСФСР в 1961 г. амброзия полыннолистная была уже распространена в следующих областях, краях и республиках: Ставропольском крае (25 районов, 212 хозяйств, 230 232 га), Ростовской обл. (14 районов, 53 хозяйства, 2208 га), Северо-Осетинской АССР (10 районов, 91 хозяйство, 93 696 га), Волгоградской обл. (2 района, 3 хозяйства, 1037 га), Кабардино-Балкарской АССР (5 районов, 20 хозяйств, 7163 га), Чечено-Ингушской АССР (5 районов, 14 хозяйств, 1456 га), Башкирской АССР (1 район, 1 хозяйство, в семенах пшеницы), Краснодарском крае (56 районов, 801 хозяйство, 392 997 га).

В Краснодарском крае в 1963 г. площади, засоренные *A. artemisiifolia*, составляли 369 тыс. га (Ковалев, 1989), в 1973 г. — 962 тыс. га (Никитин, 1983), в 1986 г. — несколько миллионов гектаров (Ковалев, 1989). В 60-е годы, несмотря на принимаемые карантинные меры (Инструкция..., 1974; Устав..., 1987), началось интенсивное продвижение этого растения в центральные районы страны, Среднюю Азию, на юг Дальнего Востока, где оно широко распространилось и наносит большой ущерб народному хозяйству (Марьюшкина, Соломаха, 1965; Коляда, Марьюшкина, 1982; Даниленко, 1984; Недолужко, 1984; Гродзинский и др., 1985; Марьюшкина, 1986; Ковалев, 1989, и др.).

По Д. С. Дзыбову (1989), в равнинных и горных частях Ставрополья и некоторых смежных с ним районах Северного Кавказа за последние 40—45 лет амброзия полыннолистная массово внедрилась в зону дерновинно-злаковых и луговых степей с черноземными почвами, продолжает проникать на восток — в сухие степи и на юг — в горные долины, где поднимается на высоту до 1000 (1200) м над ур. м. Массовое распространение амброзии в этом регионе отмечается там, где доля пашни составляет 80—90% от общей площади сельскохозяйственных угодий.

Согласно В. А. Недолужко (1984), в настоящее время амброзия полыннолистная расселилась почти во всех районах страны (период вегетации более 150 дней). В качестве эфемерофита встречается она и в районах с более коротким периодом вегетации растений (Гусев, 1977). Поэтому очень важно знать механизм превращения редкого растения в эвритопное.

В Волжско-Камском регионе (ВКР) *A. artemisiifolia* обитает около 40 лет, но до сих пор является достаточно редким, эпизодически встречающимся видом, дающим вспышки численности в благоприятные годы. Подобная вспышка была замечена Т. Б. Силаевой в 1989 г. в Ивановской обл., находящейся северо-западнее исследуемого региона. Этому предшествовала теплая зима 1988/89 г., которая сменилась ранней весной. Осень была продолжительной и теплой. Такие же условия наблюдались и в 1992 г. Очевидно, именно в такие годы могут образовываться семена местной генерации и формироваться местные популяции, увеличивающие амплитуду изменчивости вида, что в свою очередь способствует завоеванию им новых территорий (Ковалев, 1989).

Первые находки *A. artemisiifolia* на территории ВКР были сделаны в Чувашии и Удмуртии. В середине 50-х годов это растение было обнаружено на цветочной клумбе в центре г. Чебоксары начальником карантинной инспекции Чувашии (личное сообщение). С 1980 г. единичные экземпляры вида отмечались на железных дорогах (далее — ж.-д.) республики и среди жилых застроек г. Чебоксары, поселков Вурнары, Урмары, а также в поле и на территории фермы д. Буинск Урмарского р-на (Димитриев, Пузырев, 1987; Димитриев и др., 1989; Димитриев, 1990, 1992), а также на ж.-д. станциях Михайловка, Тюрлема, Канаш, Чебоксары-1, Чебоксары-2, Ишлеи, Шумерля, Алатырь.

В октябре 1957 г. цветущий экземпляр *A. artemisiifolia* был собран во дворе учебного корпуса Удмуртского педагогического института (ныне УдГУ) студенткой В. Серебренниковой (Ефимова, 1963). Эту находку сочли случайной, и вид не был включен в «Определитель растений Удмуртии» (Ефимова, 1972). В 1975 г. около 20 вегетирующих экземпляров *A. artemisiifolia* были обнаружены на ж.-д. станциях Ижевск-1 и Ижевск-2 (Бузанов и др., 1977; Бузанов, 1987). О единичных находках этого вида на ж.-д. ст. Балезино и в окр. ж.-д. ст. Ижевск-1 сообщил Ю. Д. Гусев (1977). Указывается он также для ж.-д. ст. Пугачево Малопургинского р-на (Туганаев и др., 1978).

В Удмуртии с 1983 по 1989 г. А. Н. Пузыревым обнаружено более 100 местонахождений *A. artemisiifolia* (Пузырев, 1985; Димитриев, Пузырев, 1987). В последние годы находки этого вида не всегда регистрировались, поскольку он стал одним из обычных в республике адвентивных видов растений и обнаруживается практически на всех ж.-д. станциях. Подавляющее большинство находок приурочено к железным дорогам и станциям. Вид также встречается на территориях хлебоприемных пунктов, где принимается американское зерно (города Ижевск, Сарапул, Можга, Глазов, Воткинск и др.), а также на улицах населенных пунктов (города Ижевск, Сарапул, Глазов, д. Бармашур Ярского р-на и др.) у стен домов, по обочинам дорог, на неухоженных газонах и цветниках.

В окрестностях городов Ижевска, Сарапула и Глазова *A. artemisiifolia* неоднократно обнаруживали на мусорных свалках. Имеется одна находка на территории речного порта в пос. Кама Камбарского р-на, куда вид, по-видимому, был занесен по железной дороге.

Несмотря на довольно частую встречаемость *A. artemisiifolia* в Удмуртии, не было найдено ни одного экземпляра со зрелыми плодами. Следовательно, можно считать, что этот вид на территории республики не способен возобновляться из семян местной генерации, о чем ранее уже писал Гусев (1977).

В 60-х—начале 70-х годов амброзия появилась на территории Ульяновской обл., куда она попала с семенами подсолнечника из Северного Кавказа и другими грузами. Об этом свидетельствуют три находки, сделанные Ю. А. Пчелкиным (Благовещенский и др., 1978; Раков, Пчелкин, 1980; Благовещенский, 1984).

В дальнейшем (28 IX 1988, 26 VII и 18 VII 1989) единичные особи *A. artemisiifolia* с созревающими семенами были собраны на фабриках первичной очистки шерсти в городах Барыше и Инзе, на ж.-д. путях в местах разгрузки шерсти (Гербарий Ульяновского педагогического института, коллектор Н. Раков). Необходимо заметить, что именно здесь, как и на многочисленных суконных фабриках Ульяновской обл., зарегистрировано более 25 видов адвентивных растений. В сентябре 1991 г. один плодоносящий экземпляр *A. artemisiifolia* был найден на изреженном газоне близ дороги в районе авиационного комплекса г. Ульяновска.

В 1982 г. единичные экземпляры этого вида найдены в Мордовии на ж.-д. станциях Рузаевка, Саранск-1, Саранск-2, Кадошкино. Растения находились на разных стадиях развития — от первых фаз вегетации до полного цветения (Силаева, Тихомиров, 1987). В 1986 г. несколько вегетирующих экземпляров обнаружено по обочинам шоссе Саранск—Москва близ г. Краснослободска, в 1987 г. — на полотне ж.-д. между станциями Рузаевка и Монастырское, в 1987—1988 гг. около 10 местонахождений зарегистрировано на ж.-д. полотне и пустырях станций Рузаевка, Саранск-1 и Саранск-2. В северо-западном районе г. Саранска найдены единичные особи *A. artemisiifolia* на пустырях близ городского рынка, а также на неухоженном газоне.

В Татарстане растения *A. artemisiifolia* были обнаружены на люцерновом поле в Зеленодольском р-не (Димитриев и др., 1989). В 1987 и 1988 гг. Р. Г. Ивановой несколько экземпляров собрано на остановочной платформе

Обсерватория (по материалам Гербария Казанского университета). 4 VII 1989 большое количество вегетирующих экземпляров обнаружено между ж.-д. путями на ст. Казань В. Г. Папченковым.

В Горьковской обл. амброзия визуально была отмечена Т. Б. Силаевой в 1986—1987 гг. на ж.-д. ст. Сергач. В гербарии И. Л. Мининзона хранятся сборы *A. artemisiifolia*, сделанные 3 X 1982, 22 VIII 1991 и 12 IX 1991 в Горьковском р-не, г. Горький.

В 1989 г. вегетирующие экземпляры *A. artemisiifolia* были обнаружены в Республике Марий-Эл В. Г. Папченковым (1990) и Н. В. Абрамовым (Абрамов, Жиряков, 1991) на ж.-д. Йошкар-Ола—Зеленый Дол (32-й и 42-й км).

Таким образом, можно констатировать, что к настоящему времени амброзия полыннолистная проникла во многие районы ВКР и вошла в состав его адвентивной флоры. На север региона в лесную зону она продвигается с трудом и ведет себя здесь как эфемерофит, произрастает на южных откосах насыпей железных и шоссейных дорог, у стен различных строений, где имеются более благоприятные условия для удлинения вегетационного периода и отсутствуют конкуренты. На севере ВКР *A. artemisiifolia* еще не обладает необходимыми адаптационными особенностями для образования жизнеспособных семян, закрепления в фитоценозах и конкуренции с местными видами. Однако после некоторого латентного периода (Игнатов, 1989) она может бурно осваивать территорию и образовывать сообщества (Ишбирдина, Ишбирдин, 1992). В центре и на юге ВКР в лесостепной и степной зонах она начинает проникать в агрофитоценозы, что вызывает тревогу. Частота находок вида в регионе зависит в первую очередь от продолжительности вегетационного периода в той или иной части ВКР, а также от интенсивности грузооборота, степени нарушенности естественных биогеоценозов и ряда других факторов (например, от степени флористической изученности).

Можно предположить, что качество почвы для распространения *A. artemisiifolia* большого значения не имеет, но для подтверждения этого нужны дополнительные исследования.

Приведенные данные по распространению *A. artemisiifolia* как типичного антропохора, расселяющегося в ВКР исключительно при транспортировке (агестохории в понимании Р. Е. Левиной (1987)) в основном сельскохозяйственных грузов (шерсти, зерна, семян различных культур, соломы и др.), показывают присущие агестохории черты — дальность заноса диаспор и в какой-то степени интенсивность грузооборота.

В заключение отметим, что помимо *A. artemisiifolia* на территории ВКР — в Удмуртии (Пузырев, 1985) и Самарской обл. (Клюшкин и др., 1962; Инструкция..., 1974) — известны находки *A. trifida* L. Приводим еще одну: Самарская обл., Сергиевский р-н, д. Павловка, у полевой дороги в пойме р. Сок, 17 VII 1977, В. Г. Папченков; заросли *A. trifida* тянулись широкой сплошной полосой вдоль дороги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В., Жирняков А. В. Адвентивный и синантропный элементы во флоре Марийской АССР // Антропогенная динамика и оптимизация растительного покрова. Горький: Изд-во ГГУ, 1991. С. 80—85. — *Амелин И. С.* Сорная растительность Ставропольских полей. Ставрополь, 1936. 38 с. — *Благовещенский В. В.* Сем. *Asteraceae* (*Compositae*) — Сложноцветные // Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. С. 246—286. — *Благовещенский В. В., Пчелкин Ю. А., Раков Н. С.* Растительный мир // Природные условия Ульяновской области. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1978. С. 254—255. — *Бузанов В. А.* Жемчужины растительного царства. Устинов: Удмуртия, 1987. 111 с. — *Бузанов В. А., Ефимова Т. П., Сентемов В. В.* Общая характеристика рудеральной флоры Удмуртии // Культурная и сорная растительность Удмуртии. Ижевск, 1877. С. 59—97. — *Гродзинский А. М., Марьюшкина В. Я., Хазиахме-*

тов Р. М., *Онищенко Л. И.* Опыт статистического анализа ценотических отношений *A. artemisiifolia* L. с другими сорными компонентами в некоторых сообществах степной зоны Украинской ССР // Фитоценология антропогенной растительности. Уфа: Изд-во Башкирск. гос. ун-та, 1985. С. 40—48. — *Гусев Ю. Д.* Материалы по адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 5. С. 691—694. — *Даниленко Л. Д.* Площади, засоренные амброзией, сокращаются // Защита растений. 1984. № 1. С. 38—39. — *Дзыбов Д. С.* Фитоценотический метод борьбы с амброзией полыннолистной *A. artemisiifolia* L. // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 227—229. — *Димитриев А. В.* Некоторые натурализовавшиеся заносные растения во флоре г. Чебоксары. 2 // Проблемы рекреационных насаждений. Чебоксары: Чувашск. кн. изд-во, 1990. Вып. 2. С. 26—34. — *Димитриев А. В.* Опасный аллерген и карантинный сорняк амброзия полыннолистная в Чувашской Республике // Высшая школа — народному хозяйству Чувашии. Тез. докл. Медицина. Чебоксары: Изд-во Чувашск. гос. ун-та, 1992. С. 32. — *Димитриев А. В.*, *Пузырев А. Н.* О находках карантинного сорняка амброзии полыннолистной в Чувашской и Удмуртской АССР // Человек и окружающая среда. Тез. докл. 2-й Республ. науч.-практ. конф. Устинов, 1987. С. 64—65. — *Димитриев А. В.*, *Теплова Л. П.*, *Нерогова Р. Т.*, *Папченков В. Г.* О некоторых редких и новых растениях Чувашии и прилегающих территорий // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 8. С. 1190—1192. — *Ефимова Т. П.* Материалы к флоре Удмуртии: Дис. ... канд. биол. наук. Ижевск, 1963. 247 с. — *Ефимова Т. П.* Определитель растений Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1972. 224 с. — *Игнатов М. С.* Об особенностях расселения адвентивных растений // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М.: Изд-во МОИП, 1989. С. 15—17. — *Инструкция* по борьбе с амброзией. М.: Колос, 1974. 24 с. — *Ишбирдина Л. М.*, *Ишбирдин А. Р.* Урбанизация как фактор антропогенной эволюции флоры и растительности // Журн. общ. биол. 1992. Т. 53. № 2. С. 211—224. — *Клюшкин Т. К.*, *Тихонов Н. П.*, *Никонова К. А.* Карантинные сорные растения и борьба с ними. М.: Изд-во МСХ РСФСР, 1962. 55 с. — *Ковалев О. В.* Расселение адвентивных растений трибы амброзиевых в Евразии и разработка биологической борьбы с сорняками рода *Ambrosia* L. (*Ambrosieae*, *Asteraceae*) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л.: Наука, 1989. С. 7—23. — *Коляда В. К.*, *Марьюшкина В. Я.* Борьба с амброзией полыннолистной // Защита растений. 1982. № 6. С. 42. — *Левина Р. Е.* Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с. — *Марьюшкина В. Я.* Амброзия полыннолистная и основы биологической борьбы с ней. Киев: Наукова думка, 1986. 118 с. — *Марьюшкина В. Я.*, *Соломаха В. А.* Ассоциации сегетальной растительности с *Ambrosia artemisiifolia* в Северном степном Приднестровье // Фитоценология антропогенной растительности. Уфа: Изд-во Башкирск. гос. ун-та, 1965. С. 84—90. — *Недолужко В. А.* Распространение *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) в Приморском крае // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 527—529. — *Никитин В. В.* Сорные растения СССР. Л.: Наука, 1983. 452 с. — *Папченков В. Г.* О флористических находках в Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1773—1778. — *Пузырев А. Н.* Дополнение к адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 2. С. 268—271. — *Раков Н. С.*, *Пчелкин Ю. А.* Флористические находки в Ульяновской области // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 5. С. 711—713. — *Силаева Т. Б.*, *Тихомиров В. Н.* Изменение флоры Мордовской АССР под влиянием антропогенных факторов // Генетические основы интродукции и селекции растений. Саранск: Изд-во Мордовск. гос. ун-та, 1987. С. 120—127. — *Сорные* растения СССР. Руководство к определению сорных растений СССР. Т. IV. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 414 с. — *Туганаев В. В.*, *Ефимова Т. П.*, *Тычинин В. А.* Растения-иммигранты Удмуртии (исследования 1974—1977 гг.) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 10. С. 1510—1513. — *Устав* по карантину растений в СССР. Госагропром СССР. М., 1987. 36 с.

Получено 21 IV 1993

Чувашская национальная академия
Чебоксары

Марийский государственный университет
Йошкар-Ола

Нижегородский государственный университет
Институт биологии внутренних вод РАН
Пос. Борок, Ярославская обл.

Удмуртский государственный университет
Ижевск

Ульяновский государственный педагогический институт
Мордовский государственный университет
Саранск

SUMMARY

The summarized data on the *Ambrosia artemisiifolia* distribution in Chuvashia, Mari-El, Tatarstan, Udmurtia, Mordovia, Nizhegorodskaya and Ulianovskaya regions are presented for the first time.

УДК 581.5 : 581.9 (265.53) (22)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 1

М. Г. Кузнецова, А. Н. Беркутенко

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОСТРОВА СПАФАРЬЕВА (ОХОТСКОЕ МОРЕ)

M. G. KUZNETSOVA, A. N. BERKUTENKO. FLORA AND VEGETATION OF THE SPAPHARJEV ISLAND (THE OKHOTSK SEA)

Приведены очерк растительности и список видов флоры о-ва Спафарьева, расположенного в Тауйской губе Охотского моря. На острове, общая площадь которого 32 км^2, выявлено 276 видов сосудистых растений, описан реликтовый каменноберезняк. Приведены данные о встречаемости и экологической приуроченности каждого вида.

Инвентаризационные флористические работы на о-ве Спафарьева являются продолжением исследований островных экосистем северного Охотоморья, проводимых с 1988 г. сотрудниками Института биологических проблем Севера ДВО РАН. Каких-либо публикаций, посвященных флоре и растительности острова, не было, хотя его и посещали коллекторы: ботаник-морфолог Г. Л. Антропова (1980 г.), студентка ДВГУ И. А. Драневич (1982 г.), орнитолог Е. Ю. Голубова (1988 г.). На основании сборов 1980 и 1982 гг. во «Флоре Магаданской области» (Хохряков, 1985) имеются указания на присутствие на острове 9 видов (см. далее).

О-в Спафарьева (до 1912 г. — о-в Коровий) расположен в Тауйской губе Охотского моря (юго-запад Магаданской обл.). Он ориентирован с северо-востока на юго-запад и простирается приблизительно на 13 км. Координаты крайней северной (она же восточная) точки — мыса Рябоконь — 59° 13′ с. ш., 149° 08′ в. д.; южной — 59° 07′ с. ш., 148° 59′ в. д., западной — 59° 08′ с. ш., 148° 57′ в. д. Остров отделен от материка проливом Лихачева, минимальная ширина которого 7.5 км; он образовался, вероятно, в начале голоцена (примерно 13 тыс. лет назад) в результате подъема уровня моря на 30 м и затопления Мотыклейской впадины.

Остров представляет собой два горных массива, соединенных низким песчано-галечным перешейком шириной от 300 до 600 м и длиной около 1 км. На нем расположены два рыбоперерабатывающих завода, функционирующих в период лова сельди, а на юго-западном склоне северного массива — метеостанция и маяк. Площадь северного массива составляет около 22, южного — 10 км^2.

Рельеф острова низкогорный: эрозионно-денудационные склоны сочетаются с узкими трогами и долинами ручьев. Наивысшая точка южного массива — гора Мыс Кактина, 313.5 м над ур. м., северного — гора Командора Беринга, 572 м над ур. м. На острове два уровня поверхностей выравнивания (абсолютные отметки 100—200 и 400—500 м) в виде площадок шириной 50—500 м и протяженностью до 1.0—1.5 км, с рыхлым элювиально-делювиальным материалом. Поверхность плато полого наклонена и осложнена останцами и нагорными террасами. Широко развиты криогенные и солифлюкционные формы микрорельефа.

На рельеф острова оказывает влияние состав слагающих его пород. Среднюю часть (13 км^2) занимает эффузивно-туфовая толща нижнемелового возраста, отчасти перекрытая четвертичными песчано-галечными отложениями. На севере она прорвана интрузией лейкократовых розовато-серых гранитов, на юге — интрузией гранодиоритов. Эффузивы (андезиты, трахиты, базальты, липариты) и туфы дают резкие альпийские формы рельефа с глыбами и остроугольным щебнем. Яркий пример тому — мыс Пещеры. Гранитоиды образуют более мягкие формы рельефа с пологими склонами, куполообразными и платообразными вершинами, а у берегов — останцы-кекуры.

Современные морские отложения — береговые валы, образовавшиеся вследствие отступления моря, — представлены, кроме намывного перешейка, песчано-галечной косой, отходящей в северо-западном направлении от северного массива. Ее длина около 700, ширина 150—300 м. На косе есть автоматический маяк и остатки построек рыбзавода. Коса переходит в береговую террасу высотой 3—5 м. Здесь обнаружено древнее поселение, возраст которого около 2 тыс. лет (Лебединцев, 1985). Галечными валами отделены от моря три озера, расположенных: первое — у основания косы (вода слабосоленая), второе — в юго-западной части намывного перешейка (вода горько-соленая) и третье — на западе южного массива в Крабовой бухте (вода пресная).

Гидрографическая сеть на острове выражена слабо, длина водотоков не превышает 2 км. Большая часть ручьев берет начало со снежников, верховья некоторых ручьев заболочены.

Берега о-ва Спафарьева на большом протяжении скалистые, высота обрывов до 300 м, пляжи узкие галечные или глыбовые, затопляемые в прилив. С северо-востока и юго-запада берега непроходимы даже во время отлива. Приливы и отливы сменяются дважды в течение суток, максимальная амплитуда 5.5 м.

Климат приморский субарктический, с избыточным увлажнением, холодным летом и снежной зимой. Среднегодовая температура —2.3 °С, абсолютный максимум +20.3, минимум —25.6 °С. Снежный покров лежит с середины октября до конца мая. В июне и августе часты туманы. Температура воды в проливе Лихачева летом не превышает 7—8 °С. Среднегодовая скорость ветра 5.4 м/с. С сентября по март преобладают ветры северо-западного, северного и северо-восточного направлений, в мае—августе наблюдаются ветры меньшей силы с юго-востока.

Флора и растительность о-ва Спафарьева изучались в июле 1990 г. А. Н. Беркутенко, М. Г. Кузнецовой и в июле 1991 г. М. Г. Кузнецовой, О. А. Мочаловой.

Согласно геоботаническому районированию Севера Дальнего Востока (Реутт, 1970), остров находится на территории горной области кедровых стлаников и лиственнично-березовых лесов Охотского побережья. Для крупных островов этой области (острова Завьялова и Спафарьева) характерно развитие наряду с кедровым и ольховым стланиками мелкокустарничковой горной щебнистой тундры.

Разнообразие растительности на острове определяется высотой над уровнем моря, экспозицией и крутизной склонов, воздействием ветра, степенью увлажнения и характером субстрата. Островное положение проявляется в широком развитии кустарничковых, лишайниковых и осоковых тундр, обеднении состава флоры, угнетении многих видов растений, особенно древесных. В частности, на обследованной территории было найдено лишь несколько единичных экземпляров лиственницы кустовидной и стланиковой форм, хотя лиственничные леса и редколесья обычны на материковом побережье этой части Охотии. Влияние суровых условий в большей степени отражается на облике растительности южного массива, площадь которого меньше площади северного. Здесь в кустарничковых и лишайниковых тундрах *Duschekia fruticosa* представлена простратной формой, с радиально расходящимися ветвями, «впечатанными» в субстрат, хотя абсолютные высоты не превышают 100—200 м. Горные тундры с подобным составом флоры на материковом побережье характерны для высот не менее 500—900 м над ур. м. (Куваев, 1986).

Тем более замечательным представляется присутствие на северном массиве острова каменноберезового леса, вытянутого полосой около 3 км в длину и 0.3—1.0 км в ширину вдоль приморских склонов северо-северо-западной экспозиции. В начале этой полосы простирается мощный каменноберезняк, занимающий русло ручья, впадающего в озеро у основания косы. *Betula lanata* достигает 6—8 м выс., стволы в основании 0.3—0.5 м в диам., листья крупные (6—9 см дл. и 6—9 см шир.), почечные чешуи сохраняются на ветках несколько лет. Кроны берез смыкаются. Современные условия не препятствуют семенному возобновлению, встречается подрост. В кустарниковом ярусе обитают *Duschekia fruticosa*, *Sorbus sambucifolia*, *Spiraea stevenii*. Травянистый покров несомкнутый (не более 30%), растут *Dryopteris austriaca*, *Maianthemum bifolium*, *Veratrum oxysepalum*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Aruncus kamtschaticus*, *Lycopodium annotinum*, *Rubus chamaemorus*; почва покрыта листовым опадом. Отдельные старые березы встречаются на расстоянии 200—300 м от основного массива среди ольховника и рябины бузинолистной, что, вероятно, свидетельствует о реликтовости березняка и сокращении его площади. Дальше по направлению к мысу Рябоконь береза встречается все реже, смешивается с кустарниками.

Труднопроходимые заросли высоких (до 2.5—3.5 м выс.) кустарников — довольно типичный элемент растительности северного массива острова, а на южном они представлены лишь двумя небольшими участками в среднем течении ручьев. Доминирует при этом, как правило, лишь один из видов — *Duschekia fruticosa*, *Pinus pumila* либо *Betula divaricata* (*B. middendorffii*), во многих сообществах к ним примешивается *Sorbus sambucifolia*. В травяно-кустарничковом ярусе встречаются, кроме видов, перечисленных выше для каменноберезняка, *Rhododendron aureum*, *Rubus arcticus* (не плодоносит), *Maianthemum dilatatum*, *Streptopus amplexifolius*, *Coptis trifolia*. Состав и соотношение этих видов меняются, часто травяно-кустарничковый ярус практически не выражен, почва покрыта листовым опадом. Низкорослые ленточные ивняки из *Salix saxatilis* встречаются по ручьям на южном массиве, сплошные низкие заросли *S. arctica* — возле снежников.

Площадь, занятая сомкнутыми ольховником и кедровым стлаником на северном массиве, сократилась в результате пожаров. Восстановленный растительный покров можно охарактеризовать как кустарничковую тундру с отдельными кустами кедрового стланика, спиреи Стевена, березы растопыренной. Из кустарничков обычны вересковые: *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*, а также *Salix sphenophylla*, *Empetrum sibiricum*, *Diapensia obovata*, из трав — *Claytonia soczavae*, *C. acutifolia*, *Polygonum tripterocarpum*, *Lusula wahlenbergii*, *Hierochloë alpina*, *Carex koraginensis*; на более влажных участках в напочвенном покрове преобладают зеленые мхи и представители родов *Huperzia*, *Lycopodium*, *Diphasiastrum*.

По мере увеличения высоты кустарниковую тундру сменяет кустарничковая, где доминирует *Rhododendron camtschaticum*, появляются *Loiseleuria procumbens*, *Sieversia pusilla*, *Anemonastrum sibiricum*, *Astrocodon expansus*, *Bupleurum triradiatum*, в напочвенном покрове — кустистые лишайники (*Cladina*, *Cetraria*). Встречаются участки кустарничковой тундры с доминированием других видов: *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*, *Vaccinium vitis-idaea* (горные лишайниково-кустарничковые тундры), *Phyllodoce caerulea* (на крутых склонах западной экспозиции), *Empetrum sibiricum* (вороничная тундра выходит на побережье в районе косы), *Loiseleuria procumbens* (мелкобугристая тундра вблизи верхового озера). На щебнистых дренированных плато развиты лишайниковые тундры с *Dryas ajanensis* и *Oxytropis ochotensis*. Среди лишайников преобладают *Cladina rangiferina*, *Cetraria cucculata*, *C. islandica*, виды родов *Stereocaulon*. *Alectoria*.

Для несомкнутых ксерофитных сообществ крутых приморских каменистых и щебнистых осыпей и скал характерны *Scorzonera radiata*, *Papaver radicatum*, *Campanula langsdorffiana* (соцветие нередко редуцировано до одного цветка), *Saxifraga derbekii*, *S. cherlerioides*, *Silene stenophylla*, *Minuartia arctica*, *Patrinia sibirica*, *Artemisia glomerata*.

Обычное растение на острове — осока блестящая *Carex lugens*, которая нередко образует участки кочкарной тундры, как переувлажненные (ниже верхового озера), так и сухие. Например, пологую террасу на северо-востоке острова занимает своеобразная сухая кустарничково-осоковая тундра, где, кроме осоки блестящей, встречаются *Betula exilis*, *Empetrum sibiricum*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*. Аналогичный участок кустарничково-осоковой тундры с *Empetrum sibiricum*, *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron camtschaticum*, *Ledum decumbens* и простратной формой ольхи отмечен на юго-западном макросклоне.

Полого наклоненные плато в верховьях ручьев занимают влажные осоково-мохово-кустарничковые (*Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Salix saxatilis* и *S. fuscescens*) тундры с фрагментами сфагновых болот, на сфагновых кочках растут *Oxycoccus microcarpus* и осоки (*Carex rariflora*, *C. rotundata*). Обычен вид *Eriophorum russeolum*, образующий вблизи верхового озера на северном массиве участки пушицевой тундры. Само озеро мелкое, пересыхающее, берега его заболочены, поросли *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex vesicata*, в воде обитают *Sparganium minimum*, *Hippuris vulgaris*.

Для берегов приморских озер характерны заросли *Carex cryptocarpa*, а также *Juncus haenkei*, *Caltha arctica*; на берегу озера в Крабовой бухте растет *Ranunculus repens*.

Приморские разнотравно-вейниковые луга развиты на береговых песчано-галечных террасах. *Calamagrostis langsdorffi* достигает 1.0—1.5 м выс., типичные представители разнотравья — *Polygonum ellipticum*, *P. tripterocarpum*, *Aconitum umbrosum*, *A. delphinifolium*, *Iris setosa*, *Potentilla fragiformis*, *Fritillaria camschatcensis*, *Chamerion angustifolium*, *Geranium erianthum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Rubus arcticus*, *Moehringia lateriflora*. Разнотравно-вейниковые луга встречаются и на склонах, в том числе на очень крутых. Видовой состав может несколько изменяться в зависимости от близости моря.

На галечниках в прилиторальной полосе обычным элементом являются крупнотравные луга с *Leymus villosissimus*, *Ligusticum hultenii*, *Angelica gmelinii*, *Senecio pseudoarnica*, *Arctanthemum arcticum*, *Lathyrus maritimus*, *Mertensia maritima*, *Honckenya peploides*. На приморских скалах в изобилии произрастают *Rhodiola atropurpurea*, *Arctanthemum arcticum*, *Potentilla rupifraga*, *Stellaria ruscifolia*.

Типичное луговое сообщество сформировалось на крутом склоне северо-западной экспозиции (южный массив). Это злаково-разнотравный луг с большим набором видов, где трудно выделить доминирующие: *Hierochloë alpina*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Trisetum sibiricum*, *Helictotrichon dahuricum*, *Bromopsis pumpelliana*, *Poa arctica*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Senecio integrifolius*, *Arctanthemum arcticum*, *Anemonastrum sibiricum*, *Aconitum delphinifolium* s. l., *A. ranunculoides*, *Polygonum ellipticum*, *P. viviparum*, *P. tripterocarpum*, *Saxifraga nelsoniana*, *Astrocodon expansus*, *Astragalus ochotensis*, *Saussurea nuda*, *Luzula sibirica*, *Scorzonera radiata*, *Tilingia ajanensis*, *Primula cuneifolia*, *Fritillaria camschatcensis*, *Veratrum oxysepalum*, *Lloydia serotina*, *Erigeron komarovii*, *Pedicularis capitata*, *P. verticillata*, *Bupleurum triradiatum*, *Geranium erianthum*, *Artemisia arctica*, *Myosotis stenophylla*, *Hedysarum hedysaroides* s. l., *Viola biflora*, из кустарничков — только *Salix sphenophylla.* Этот луг переходит постепенно в кустарничковую тундру.

В заключение можно отметить, что растительный покров острова в целом отличается пестротой и обилием переходных сообществ.

По флористическому районированию северное Охотоморье отнесено Б. А. Юрцевым (1974) к Северо-Охотской провинции Восточно-Сибирского сектора Бореальной флористической области гипоарктического ботанико-географического пояса. А. П. Хохряков (1989) выделяет в составе Охотско-Камчатской флористической провинции (Miyakea-Ochotia prov.) Охотской подпровинции (Ochotia victoris subprov.) Североохотский округ (интегральный эндем *Saxifraga derbekii*), который по флористическому районированию Магаданской области (Хохряков, 1985) известен как Прибрежно-Охотский флористический район. Для этого района наряду с лиственничниками характерны каменноберезняки с мощно развитыми ярусами мезофильного разнотравья, злаков, а также кедрового стланика и ольховника. Здесь находится на своем северном пределе распространения ряд охотских и японо-маньчжурских видов.

Из 9 видов, указанных для острова Хохряковым (1985), нами в результате исследований не подтверждаются 4. Не обнаружен *Lycopodium subarcticum* (встречены только *L. annotinum* и *L. dubium*). Гербарный образец, определенный Хохряковым как *Rorippa hispida* (о-в Спафарьева, пустырь в поселке, 25 VIII 1982, И. Драневич), и наши сборы *Rorippa* относятся к *R. palustris.* Гербарный образец, идентифицированный как *Papaver miyabeanum* (о-в Спафарьева, песчаный обрыв у моря, 23 VIII 1982, И. Драневич), не может быть отнесен к этому виду, известному из Японии и с Южных Курил и отличающемуся округлыми, а не продолговатыми коробочками. Мак, собранный нами на приморских обрывах, определен Т. А. Безделевой как *P. radicatum.* Наконец, две морфологические формы *Saxifraga* — одна с мелкими плотными розетками листьев и одиночными белыми цветками на фиолетовых стрелках, другая более крупных размеров, с 5—6-цветковыми соцветиями — определены П. Ю. Жмылевым как *S. cherlerioides*, а не как *S. kruhsiana.*

Приведенный далее список (табл. 1) включает в себя 276 видов сосудистых растений (сборы хранятся в Гербарии ИБПС ДВО РАН). Гербарные материалы обработаны авторами статьи, отдельные определения сделаны или выверены монографами Н. С. Пробатовой (*Poaceae*), А. Е. Кожевниковым (*Carex*), А. К. Скворцовым (*Salix*), Б. А. Юрцевым, Н. С. Павловой (*Astragalus*, *Oxytropis*), П. Ю. Жмылевым (*Saxifraga*), Т. А. Безделевой (*Papaver*). Пользуемся случаем выразить всем им нашу искреннюю благодарность. Семейства и роды в списке расположены по системе Энглера, виды внутри родов — по алфавиту.

Из 276 видов 15, несомненно, заносные, рудеральные в поселке: *Puccinelia distans*, *P. hauptiana*, *Poa annua*, *Hordeum jubatum*, *Urtica angustifolia*, *Polygonum aviculare*, *Rumex longifolius*, *Chenopodium album*, *Stellaria media*, *Rorippa palustris*, *Plantago depressa*, *Senecio vulgaris*, *Chamomilla suaveolens*, *Taraxacum ceratophorum*, *Deschampsia glauca*; 3 последних вида встречаются также на косе среди развалин рыбзавода.

Таким образом, в природной флоре острова содержится 261 вид; во флоре южного массива — 207 видов, северного — 221 вид. Общее для обоих массивов число видов — 167 (64% от общего числа видов на острове и 76—81% от числа видов на каждом массиве). Флоры обоих массивов различаются главным образом по видам с незначительной степенью встречаемости (табл. 2). Каждый массив острова обладает своеобразным составом редких видов, а обычные и массовые виды в основном одни и те же. Исключение составляют *Betula lanata* (вид, обычный только для северного массива) и *Pentaphylloides fruticosa* (вид, обычный для южного массива).

ТАБЛИЦА 1

Список видов сосудистых растений о-ва Спафарьева

Виды	Части острова		Экология, местонахождение
	С	Ю	
Woodsia ilvensis (L.) R. Br.		1	*24* (на склоне вост. эксп.)
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	2		*1* (по ручьям)
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newl.	3	3	*13*, *1*, *2* (о)
Athyrium filix-femina (L.) Roth	2		*2* (о) (по ручьям), *1* (по ручьям)
Phegopteris connectilis (Mich.) Watt	3	2	*13*, *2* (о)
Dryopteris austriaca (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell.	4	4	*2* (о), *1* (по ручьям), *13*
Polypodium virginianum L.		2	*24*
Botrychium lunaria (L.) Sw.	1		*13* (у маяка в поселке)
Equisetum arvense L.	3	3	*13*, *4*
E. pratense L.	4	4	*13*, *2*
E. scirpoides Mich.		1	На сфагне у ручья
E. sylvaticum L.	4	4	*13*, *2* (о)
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr.		1	На песке у ручья
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl.	2	2	*2* (о), *2* (к), *4*
H. petrovii Sipl.	4	4	*4*
H. selago (L.) Berh. ex Schrank et Mart.	2		*2* (о, р) (на склоне сев. эксп.)
Lycopodium annotinum L.	4	4	*1*, *2* (о), *2* (к)
L. dubium Zoega	4	4	*3*, *4*
L. juniperoideum Sw.	1		*3*
L. lagopus (Laest.) Zinserl. ex Kuzen.	2		*3*
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub	2	2	*4*, *3*
D. complanatum (L.) Holub	3	2	*4*, *2* (к)
Pinus pumila (Pall.) Regel	5	5	Повсеместно
Larix cajanderi Mayr	1	1	*4*, *9*
Juniperus sibirica Burgsd.	2		*24* (на склоне юго-зап. эксп.)
Sparganium minimum Wallr.	2		*19*
Triglochin palustre L.	2		*20*
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert	1		21 (в зарослях осоки)
Hierochloë alpina (Sw) Roem. et Schult.	4	4	*4*, *9*, *14*
Alopecurus aequalis Sobol.		3	Р (в поселке)
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	2		*13* (на склоне юго-зап. эксп.)
Agrostis kudoi Honda	2		*13* (на склоне юго-зап. эксп.)
A. trinii Turcz.	2		*16*
Calamagrostis holmii Lange	2		*13* (на склоне юго-зап. эксп.)
C. langsdorffii (Link.) Trin.	5	5	Луга
C. tenuis V. Vassil.		2	*13* (на склоне сев.-вост. эксп.)
Deschampsia glauca C. Hartm.	3*		*16*, *28*
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur	2		*12* (в нижнем течении ручья)
Trisetum litorale (Rupr. ex Roshev.) Czer.	3	3	*12*, *13*, *26*
T. sibiricum Rupr.	3	3	*12*, *13*, *14*
T. spicatum (L.) Richt.	2		*28* (на галечнике)
Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitag.	3	2	*13*, *14*
Bromopsis pumpelliana (Soribn.) Holub	4	4	*13*, *14*
Arctopoa eminens (C. Presl) Probatova	4	4	*15*
Poa annua L.	3*		*16*
P. arctica R. Br.	4	4	*13*, *14*
P. malacantha Kom.	3	3	*26*, *9*
P. malacantha Kom × *P. macrocalyx* Trautv. et Mey.	2		*28*
P. magadanensis Probatova (*P. glauca* × *P. malacantha*)	3	3	*26*, *27*
P. macrocalyx Trautv. et Mey.	2	2	*12*. *13*
P. sp. (sect. *Poa* × *Stenopoa*)	2		*16*, *28*
Puccinellia distans (Jacq.) Parl.	3*		*16*
P. hauptiana V. Krecz.	2*		*16*
Festuca ovina L.	3	3	*24*, *25*
Hordeum jubatum L.		3*	Р (в поселке)
Leymus villosissimus (Scribn.) Tzvel.	4	4	*27*
Eriophorum polystachyon L.	4	4	*4*, *3*

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Части острова		Экология, местонахождение
	С	Ю	
Eriophorum russeolum Fries	4		*20*
E. scheuchzeri Hoppe	4	3	*7* (сырые)
E. vaginatum L.	3	3	*7*
Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr.	3	3	*7* (на участках солифлюкции)
Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult.	2		*7* (то же)
Carex cinerea Poll.	1		*20*
C. concolor R. Br. (=C. stans Drej.)	2		*20*
C. cryptocarpa C. A. Mey.	4	4	*21, 22, 23* (образует заросли)
C. falcata Turcz.	2	2	*4*
C. glareosa Wahlenb.	3	3	*15, 17*
C. globularis L.	3	3	*4, 2*
C. gmelinii Hook. et Arn.	3	3	*15, 13*
C. gynocrates Wormsk.		2	*7* (в мочажине)
C. koraginensis Meinsh.	4	4	*4, 13, 26*
C. ktausipali Meinsh.	2	3	*9, 7* (сухие)
C. lugens H. T. Holm.	5	4	*3* (кочкарные), *4* (кочкарные)
C. media R. Br.		1	*2* (о) (на тропе)
C. micropoda C. A. Mey.		2	*7* (на участках солифлюкции)
C. pallida C. A. Mey.	3	2	*4, 17*
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	4	3	*6* (осоковые)
C. rotundata Wahlenb.	4	3	*6* (осоковые)
C. vesicata Meinsh.	2	1	*20, 6*
Scirpus maximowiczii Clarke	3	3	*7*
Juncus biglumis L.		2	*4* (на мелкоземе)
J. brachyspathus Maxim.		2	*23*
J. bufonius L.		2	На тропе (склон вост. эксп.)
J. castaneus Smith		2	В сухом песчаном русле
J. filiformis L.	2		*19* (сухие мочажины возле озера)
J. haenkei E. Mey.	3	3	*21, 22, 23*
J. triglumis L.	2		*13* (на склоне юго-зап. эксп.)
Luzula beringensis Tolm.		2	*4* (сырая)
L. capitata (Miq.) Kom.		2	*2* (о) (по ручьям)
L. nivalis (Laest.) Spreng.	2		*26* (на склоне сев.-зап. эксп.)
L. rufescens Fisch. ex E. Mey.	2	2	*17, 3*
L. sibirica V. Krecz.	3	3	*13, 27, 4*
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	3		*26*
L. wahlenbergii Rupr.	4	4	*13, 4*
Tofieldia coccinea Richards.	3	3	*7, 5*
Veratrum oxysepalum Turcz.	3	3	*13, 2* (по ручьям)
Fritillaria camschatcensis (L.) Ker-Gawl.	3	3	*15, 17*
Lloydia serotina (L.) Reichenb.		3	*13*
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	3	3	*2*
M. dilatatum (Wood.) Nels. et Macbr.	2		*2* (о) (по ручьям)
Streptopus amplexifolius (L.) DC. subsp. *papillatus* (Ohvi) A. et D. Löve	3		*2* (о) (по ручьям)
Allium schoenoprasum L.	2		*13* (в нижнем течении ручья)
A. strictum Schrad.		2	*26* (на мысе Пещеры)
Iris setosa Pall. ex Link	3	3	*15*
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.		1	Моховина в верхнем течении ручья
Malaxis monophyllos (L.) Sw.		1	*13* (на склоне сев.-вост. эксп.)
Salix arctica Pall.	5	5	*4, 24*
S. fuscescens Anderss.	2	2	*5*
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	4	5	*4, 2* (и) (по ручьям)
S. sphenophylla A. Skvorts.	4	4	*4*
S. udensis Trautv. et Mey.	1		*8*
Betula divaricata Ledeb.	5	5	*2, 3*
B. exilis Sukacz.	4	4	Ерники, *4*
B. lanata (Regel) V. Vassil.	4		*1* (на склонах сев., сев.-зап. эксп.)
Dushekia fruticosa (Rupr.) Pousar	5	5	*2* (о), *1, 3, 4, 7, 9*
Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem.		2*	В поселке у старых домов

Виды	Части острова		Экология, местонахождение
	С	Ю	
Rumex aquaticus L.	3	2	Р (в поселке), *28*
R. arcticus Trautv.		2	*5* (близ озерка)
R. longifolius DC.	2*		Р (в поселке)
Oxyria digyna (L.) Hill.	3	2	*26*
Polygonum aviculare L.	3*	3*	Р (в поселке)
P. bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	5	5	*13, 14, 15, 17, 4, 3*
P. riparium Georgi	1	1	*4*
P. tripterocarpum A. Gray	5	5	*13, 14, 15, 17, 2, 4, 3*
P. viviparum L.	3	3	*13, 14, 4*
Chenopodium album L.	2*		В поселке (сорное)
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	3	4	*5, 4*
C. sarmentosa C. A. Mey.	3		По ручьям, на сырых лугах
C. soczavae Jurtz.	4	4	*9*
Stellaria calycantha (Ledeb.) Bong.		3	По ручьям, на моховинах
S. fenzlii Regel	3	3	*2* (о), *13*
S. media (L.) Vill.	3*	3*	В поселке (сорное)
S. ruscifolia Pall. ex Schlecht.	4	4	*25, 26* (по ручьям)
Fimbripetalum radians (L.) Ikonn.	2		*15* (у косы)
Cerastium arvense L.	2		*4* (на склоне юго-зап. эксп.)
C. beeringianum Cham. et Schlecht.	3	3	*24, 25, 4*
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.	3		*24, 25*
Honckenya peploides (L.) Ehrh.	3	3	*27*
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	3	3	*2, 13*
Silene stenophylla Ledeb.	3		*24, 25*
Lychnis ajanensis (Regel et Til.) Regel	3	2	*24, 25*
Dianthus repens Willd.	2		*24* (в нижнем течении ручья)
Caltha arctica R. Br.	3	3	*21, 22, 23, 13* (сырые)
Trollius membranostylis Hult.	2		*18* (на склоне юго-зап. эксп.)
Coptis trifolia (L.) Salisb.	2		*2* (к)
Aconitum delphinifolium DC. s. l.	4	4	*13, 2*
A. ranunculoides Turcz. ex Ledeb.		2	*14*
A. umbrosum (Korch.) Kom.	4	4	*13, 2*
Anemonastrum sibiricum (L.) Holub	4	4	*4, 13*
Atragene ochotensis Pall.	1	1	*1, 13* (с рябиной)
Ranunculus hyperboreus Rottb.		2	*22* (на сыром лугу)
R. lapponicus L.	2	2	*6*
R. pygmaeus Wahlenb.	2		*18* (с купальницей)
R. repens L.		2	*23*
Beckwithia chamissonis (Schleht.) Tolm.		2	*6*
Papaver radicatum Rottb.	3	1	*24, 25, 27* (у озера в поселке)
Barbarea orthoceras Ledeb.	3	2	*13* (по водотоку), Р (в поселке)
Rorippa palustris (L.) Bess.	3*	4*	Р (в поселке)
Cardamine umbellata Greene	3		*13, 1* (по ручьям)
C. victoris N. Bush		2	*5* (на участках солифлюкции)
Cardaminopsis kamtschatica (Fisch.) O. E. Schulz	3	3	*13, 24*, Р (в поселке)
Draba hirta L.		1	В поселке, у старого дома
D. magadanensis Berkutenko et A. Khokhr.		2	*26* (на мысе Пещеры)
Cochlearia arctica Schlecht. subsp. *oblongifolia* (DC.) Petrovsky	2	2	*26, 27*
Drosera rotundifolia L.		1	В сфагновом болотце
Sedum cyaneum J. Rudolph	4	4	*26, 27*
Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv. et Mey.	4	3	*26*, в устьях ручьев
R. stephanii (Cham.) Trautv. et Mey.	4	4	По ручьям
Saxifraga derbekii Sipl.	3	3	*24*
S. insularis (Hult.) Sipl.	3	3	*26* и на сырых щебнистых плато
S. merkii Fisch. ex Sternb.	2		На сырых щебнистых плато
S. nelsoniana D. Don	3	3	По ручьям, *13* (сырые)
S. nudicaulis D. Don subsp. *vaginalis* (Turcz. ex Ledeb.) Rebr.	3	3	По ручьям, на сырых моховинах
S. punctata L.	3	3	*24*
S. cherlerioides D. Don	3	3	*24*

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Части острова		Экология, местонахождение
	С	Ю	
Spiraea stevenii (Schneid.) Rydb.	4	4	*3*
Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rydb.	4	4	*13*, *2* (о)
Sorbus sambucifolia (Cham. et Schlecht.) M. Roem.	5	5	*2* (по ручьям), *1*, *3*, *13*, *25*
Rubus arcticus L.	3	3	*15*, *4*, *2*
R. chamaemorus L.	3	3	*5*, *2*
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz		4	Образует заросли в верховьях ручья
Comarum palustre L.	3	3	*20*, *5*
Potentilla egedii Wormsk.	2	2	*16*
P. fragiformis Willd. ex Schlecht.	4	4	*15*, *27*, *26*
P. rupifraga A. Khokhr.	4	4	*26*
Sieversia pusilla (Gaertn.) Hult.	4	4	*4*
Dryas ajanensis Juz. subsp. *ochotensis* Jurtz.	4	4	*9*
Sanguisorba officinalis L.	2		*13* (у маяка)
Rosa acicularis Lindl.	4	4	*13*, по ручьям
R. amblyotis C. A. Mey.	1		*11* (у косы)
Astragalus ochotensis A. Khokhr.	3	3	*9*, *14*
Oxytropis ochotensis Bunge	4	4	*9*
O. trautvetteri Meinsh.		2	*26* (на склоне вост. эксп.)
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. s. l.	3	3	*13*
Lathyrus maritimus Bigel.	3	3	*15*, *27*
Geranium erianthum DC.	3	3	*15*
Empetrum sibiricum V. Vassil.	5	4	*4*, *2* (к)
Viola biflora L.	3	3	*13*, *24* (влажные)
V. epipsiloides A. et D. Löve	3	3	*13*, *2*
Epilobium hornemannii Reichenb.	2	2	*2* (по ручьям), *23*
E. palustre L.		2	*22* (на сыром лугу)
Chamerion angustifolium (L.) Holub	4	4	*13*, *3* (горельники), ерники
C. latifolium (L.) Holub	3	3	*26*, *27*
Hippuris vulgaris L.	2	2	*20*, *23*
Bupleurum triradiatum Adam ex Hoffm.	3	3	*4* (сухие), *9*
Magadania victoris (Schischk.) M. Pimen. et Lavrova	1	2	*4* (на плато)
Ligusticum hultenii Fern.	4	4	*26*, *27*, *15*
Tilingia ajanensis Regel et Til.	4	4	*4*, *3*
Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen.	4	4	*13*, *15*, *17*, *27*
A. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	1		*2* (о) (по ручьям)
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Aschers. et Graebn.	4	3	*4*, *3*, *15*
Pyrola minor L.	2	2	*4*, *3*
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.		1	*4*
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	4	4	*4*, *9*
L. palustre L.	5	5	*3*
Rhododendron aureum Georgi	4	4	*3*, *2*
R. camtschaticum Pall.	4	4	*4*, *9*
Phyllodoce caerulea (L.) Bab.	4	4	*4* (на склонах зап. эксп.), *3*
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	4	4	*9*, *4*
Cassiope ericoides (Pall.) D. Don	3	3	*4*, *24*
C. lycopodioides (Pall.) D. Don		2	*9* (на плато)
Andromeda polifolia L.	4	3	*6* (осоковые)
Arctous alpina (L.) Neidenzu	4	4	*9*, *4*, *3*
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	3	3	*6*
O. palustris Pers.	2		*6*, за верховым озером
Vaccinium vitis-idaea L.	4	4	*3*, *2* (к), *9*
V. uliginosum L.	4	4	*5*, *4*
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	4	4	*9*
Primula cuneifolia Ledeb.	3	3	По ручьям, *14*, *5*
Trientalis europaea L.	3	3	*2*, *3*
Gentiana glauca Pall.	3	3	*4*
Gentianella auriculata (Pall.) Gillet	2		*17*
Menyanthes trifoliata L.	2		*20*
Polemonium villosum J. Rudolph ex Georgi	2		*13* (на склоне юго-зап. эксп.)

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Части острова		Экология, местонахождение
	С	Ю	
Myosotis stenophylla Knaff	2	2	*13*
Mertensia maritima (L.) S. F. Gray	3	3	*27*
Lagotis minor (Willd.) Standl.		2	*5* (на плато)
Pedicularis adunca Bieb. ex Stev.	2		*20*
P. amoena Adam ex Stev.		2	*9* (на плато)
P. capitata Adam	3	3	*4*
P. labradorica Wirsing	3	3	*3, 4*
P. ochotensis A. Khokhr.		2	*9* (на плато)
P. oederi Vahl.	3	3	*5*
P. sudetica Willd. s. l.	3	3	*6*
P. verticillata L.	4	4	На лугах, по ручьям, *26*
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	2	3	*4* (на ольховнике)
Pinguicula variegata Turcz.	3	3	*6*
Plantago depressa Schlecht.	2*	2*	Р (в поселке)
Galium boreale L.	3	3	*13, 14*
Linnaea borealis L.	3	3	*4, 2* (к)
Lonicera edulis Turcz. ex Freyn	1	2	*17*
Patrinia sibirica (L.) Juss.	2		*25* (на склоне южн. эксп.)
Astrocodon expansus (J. Rudolph) Fed.	3	3	*4, 24*
Campanula chamissonis Fed.		2	*10*
C. langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et Mey.	3	3	*13, 25*
Solidago spiraeifolia Fisch. ex Herd.	3	2	*13, 15, 2*
Aster sibiricus L.		1	*26* (на мысе Пещеры)
Erigeron komarovii Botsch.	3	3	*13, 4*
Achillea alpina L.	3	3	*13*
Chamomilla suaveolens (Pursh) Rydb.	3*	2*	Р (в поселке, на косе сев. массива)
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	3	3	*13*
Arctanthemum arcticum (L.) Tzvel.	3	3	*27, 26, 13, 15*
A. arcticum (L.) Tzvel. subsp. *polare* (Hult.) Tzvel.	2		*15* (у косы)
Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov	4	4	*4, 2, 27*
A. borealis Pall.	2		У дороги в поселке
A. glomerata Ledeb.	2		*25* (на склоне южн. эксп.)
A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke	2	2	*27, 24*
Cacalia hastata L.	3	3	*17, 13*
Senecio atropurpureus (Ledeb.) Fedtsch.		2	*10*
S. integrifolium (L.) Clairv.	3	3	*4, 13*
S. pseudoarnica Less.	3	3	*27, 15*
S. vulgaris L.	2*		Р (в поселке)
Saussurea nuda Ledeb.	3	3	*13* (сырье), *26*, по ручьям
Scorzonera radiata Fisch. ex Ledeb.	3	3	*24, 25, 9*
Lactuca sibirica (L.) Maxim.	2	2	*15*
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	3*	2*	Р (в поселке, на косе сев. массива)

Примечание. Встречаемость: 1 — очень редко (обнаружен один или несколько (3—5) экземпляров); 2 — редко (вид представлен одной или несколькими небольшими популяциями, во многих подходящих экотопах не встречается); 3 — довольно часто (имеется много популяций или растения размещаются диффузно в подходящих фитоценозах, но не являются доминантами); 4 — часто (встречаются во всех подходящих фитоценозах, местами доминируют); 5 — очень часто (встречаются в различных фитоценозах, часто как доминанты). * Заносный вид (встречается только в поселке или на косе).

Местообитания: *1* — каменноберезняк; *2* — заросли кустарников: (о) — ольховника, (к) — кедрового стланика, (р) — рябины бузинолистной, (и) — низкого ленточного ивняка на южном массиве. **Тундры:** *3* — кустарничковые, с кедровым стлаником, березой растопыренной; *4* — кустарничковые; *5* — сырые мохово-кустарничковые; *6* — то же, со сфагновыми болотцами и озерками на плато в верховьях ручьев; *7* — осоково-кустарничковые; *8* — кочкарная осоково-ерниковая тундра у мыса Рябоконь. **Горные тундры:** *9* — сухие щебенистые лишайниково-кустарничковые; *10* — сухая щебенистая лишайниковая, с остролодочником и дриадой на плато южного массива. **Луга:** *11* — вейниковые; *12* — злаковые; *13* — разнотравно-вейниковые, в том числе на крутых приморских склонах; *14* — злаково-разнотравный луг на северо-западном склоне южного массива; *15* — приморские; *16* — луг в поселке; *17* — луговины у ручьев; *18* — нивальные луговины. *19* — озеро в верховьях ручья на северном массиве; *20* — заболоченный берег верхового озера; *21* — берег приморского озера у косы на северном массиве; *22* — то же, в поселке; *23* — то же, в Крабовой бухте. *24* — крутые каменистые приморские склоны, обрывы, курумники; *25* — осыпи; *26* — сырые приморские скалы, *27* — приморские галечники; *28* — растение найдено на косе среди остатков рыбзавода; Р — рудеральное.

Части острова. С — северный массив, Ю — южный массив, поселок при этом делится посередине, что можно считать оправданным, поскольку имеются флористические различия между северо-восточной и юго-западной (с озером) частями перешейка даже в составе адвентивных видов.

ТАБЛИЦА 2

Количественное распределение видов в зависимости от степени встречаемости на о-ве Спафарьева

Встречаемость	Число видов на массивах		Число видов, общих для обоих массивов
	северном	южном	
1	12	15	3
(1; 2)			3
2	57	52	15
(2; 3)			11
3	85	79	68
(3; 4)			7
4	56	51	47
(4; 5)			3
5	11	10	9
Всего	221	207	167

Примечание. В скобках дается указание на виды с разной встречаемостью на северном и южном массивах. Например, встречаемость определенного вида на северном массиве оценивается в 4, а на южном — в 3 балла, или наоборот (табл. 1). Всего таких видов 7.

Отметим редкие виды (Хохряков, 1975; Беркутенко, 1987), встречающиеся на северном массиве: +*Athyrium filix-femina*, *Polypodium virginianum*, +*Botrychium lunaria*, *Huperzia selago*, +*Lycopodium juniperoideum*, +*Sparganium minimum*, +*Eleocharis palustris*, *Maianthemum dilatatum*, *Streptopus amplexifolius*, +*Oxycoccus palustris*; на южном массиве: +*Beckwithia chamissonis*, +*Cardamine victoris*, +*Draba magadanensis*, +*Drosera rotundifolia*, +*Coeloglossum viride*, +*Malaxis monophyllos*, *Cassiope lycopodioides*, +*Campanula chamissonis*. Из редких в целом для области видов на острове довольно обычны +*Helictotrichon dahuricum*, *Astragalus ochotensis*, реже встречается *Magadania victoris*. Виды, обозначенных знаком «+», впервые найдены нами в 1991—1992 гг., и о-в Спафарьева является для них дополнительным местонахождением помимо ранее известных.

Поскольку острова Тауйской губы еще в конце плейстоцена являлись частью суши, изучение их флоры представляет большой интерес с точки зрения исследования процесса утраты видового разнообразия в результате изоляции. Кроме того, острова — рефугиумы редких для юга области видов. Для проведения сравнительного анализа необходимы подробное флористическое обследование побережья и составленные списки флоры участков, сходных по экологическим условиям и площади с островами. Однако данные по флоре североохотского побережья в настоящее время носят фрагментарный характер. Поэтому возьмем для сравнения Прибрежно-Охотский флористический район в целом (площадь его примерно 33 тыс. км^2). В табл. 3 представлены 10 ведущих семейств (это около 60% всех видов) и пропорции флоры в Прибрежно-Охотском флористическом районе и на о-ве Спафарьева (исключены заносные виды). Не представлены на острове семейства, редкие и на побережье, включающие в себя обычно лишь один род, например *Potamogetonaceae*, *Nymphaeaceae*, *Adoxaceae* и др. Первые 3 семейства в табл. 3 расположены в порядке, характерном для бореальных флор. Во всех семействах меньшим числом родов и видов представлены в основном растения долинно-лесного

ТАБЛИЦА 3

Ведущие семейства и пропорции флоры (число семейств, родов и видов) на побережье и на о-ве Спафарьева

Прибрежно-Охотский флористический район			О-в Спафарьева		
семейства	число родов	число видов	семейства	число родов	число видов
Poaceae	26	97	*Poaceae*	15	25
Cyperaceae	5	70	*Cyperaceae*	5	24
Asteraceae	21	50	*Asteraceae*	10	18
Ranunculaceae	17	39	*Rosaceae*	11	15
Caryophyllaceae	13	32	*Ericaceae*	9	14
Rosaceae	16	30	*Juncaceae*	2	14
Saxifragaceae	4	25	*Ranunculaceae*	8	13
Salicaceae	3	25	*Cariophyllaceae*	9	12
Brassicaceae	11	24	*Scrophulariaceae*	2	9
Scrophulariaceae	6	23	*Brassicaceae*	5	7
Всего в 10 семействах	122	415	Всего в 10 семействах	86	151

Пропорции флоры

76 : 227 : 698	48 : 146 : 261
1 : 3.0 : 9.2	1 : 3.0 : 5.4

комплекса (*Populus*, *Chosenia* и связанные с ними). В то же время такие семейства, как *Ericaceae* и *Juncaceae*, на острове представлены почти так же, как и на побережье, и по числу видов оттеснили другие семейства.

Таким образом, как видно из анализа пропорций флоры, островной эффект во флоре о-ва Спафарьева выразился в уменьшении видового разнообразия почти в 2 раза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беркутенко А. Н. Редкие растения Магаданской области. Магадан, 1987. 74 с. — *Куваев В. Б.* Особенности высотного распределения флоры в районах с приморским и континентальным климатом Магаданской области (Колымский хребет) // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука, 1986. С. 61—65. — *Лебединцев А. И.* Работы в Северном Приохотье // Археологические открытия 1983 года. М.: Наука, 1975. С. 220—221. — *Реутт А. Т.* Растительность // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 257—299. — *Хохряков А. П.* Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 396 с. — *Хохряков А. П.* Анализ флоры Колымского нагорья. М.: Наука, 1989. 152 с. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с.

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
Магадан

Получено 6 IV 1993

SUMMARY

The description of vegetation and list of vascular plants of the Spafarjev island are given. The island is situated in the Tauysk bay of the Okhotsk sea, its area being 32 km^2. There are 276 species of vascular plants on the island. The relic birch (*Betula lanata*) forest was described and an additional information about occurrence and ecology of each species was presented.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582

© 1994

Armen Takhtajan

SIX NEW FAMILIES OF FLOWERING PLANTS

А. Л. ТАХТАДЖЯН. ШЕСТЬ НОВЫХ СЕМЕЙСТВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

1. **Ranzaniaceae Takhtajan, fam. et stat. nov.** Based on tribe *Ranzanieae* Kumazawa ex Terabayashi, 1985, Acta Phytotax. Geobot. 36 : 6. Typus: *Ranzania* T. Ito.

This remarkable and rare Japanese endemic is included either in the *Berberidaceae* s. l. or in the *Podophyllaceae.* Although *Ranzania* resembles the *Berberidaceae* s. str. by its basic chromosome number, amorphous ectexine, sensitive stamens, nectariferous petals, valvate dehiscence of the anthers and baccate fruits, it markedly differs in herbaceous habit, flowers arranged in terminal fascicles subtended by 3 deciduous bracts, anther valves which roll up the adaxial side (Kumazawa, 1937), most of the chromosomes with centromeres situated in the median portion (Kuroki, 1970), lateral ovules, corticalvascular bundles in the receptacle, recurving ventral and dorsal bundles in the stigmatic region and the fascicular branching of the ovular traces (Terabayashi, 1977), as well as 6 (12) pancolpate (rugate) apertures (according to J. Nowicke, J. Skvarla, 1981 : 22, «the difference in aperture type may be more significant than the similarity in exine structure»). In any case pancolpate aperture is unique in the suborder *Berberidineae.* I agree with Nowicke and Skvarla (1981 : 21), that «the degree to which *Ranzania* is separated from the remaining genera [of the *Berberidaceae* s. l.] may be exceeded only by *Nandina*». Therefore they consider *Ranzania* as «a taxon incertae». I prefer to consider it as a representative of a separate family *Ranzaniaceae.*

2. **Bembiciaceae R. Keating et Takhtajan, fam. et stat. nov.** Based on latin description of *Bembicia* Oliver, 1883, Hook. Ic. Pl. t. 1404. Typus: *Bembicia* Oliv.

Monotypic madagascan genus *Bembicia* is usually included in the *Flacourtiaceae.* However, from all other members of the *Flacourtiaceae* it markedly differs in its completely inferior ovary and cone-like capitate inflorescence with imbricate bracts. Morphological study of this remarkable genus together with Dr. R. Keating, is in progress.

3. **Kaliphoraceae Takhtajan, fam. et stat. nov.** Based on latin description of *Kaliphora* Hook. f. 1867, in Bentham et Hooker f., Gen. Pl. 1 : 951. Typus: *Kaliphora* Hook. f.

Capuron was the first who noticed the uncornaceous features of *Kaliphora*, which was later confirmed by R. Eyde (1988). *Kaliphora* is related to both *Montiniaceae* and *Melanophylaceae*, especially to the former. Palynologically there are much similarities between *Montinia, Grevea, Melanophylla* and *Kaliphora* (Hideux, Ferguson, 1976; Ferguson, 1977; Ferguson, Hideux, 1978). Wood anatomy of *Kaliphora* resembles that of *Montinia* and *Grevea* (Bakolimalala-Ramamonjiarisoa

Rakouth, 1989). However both *Melanophylla* and *Kaliphora* differ from the *Montiniaceae* s. str. in many respects, including free stylodia, solitary pendulous ovule and drupaceous fruits. There are also much differences between *Kaliphora* and *Melanophylla*, including the habit, leaves, wood anatomy and especially flowers (bisexual, bracteate, 5-merous and with imbricate petals in *Melanophylla* and dioecious, ebracteate, 4-merous and with valvate petals in *Kaliphora*). According to Eyde (1988 : 310), *Kaliphora* «has commissural stigmas: receptive tissue extends downward in the septal radii not in the radii of the dorsal carpel bundles as is the case in the comparable *Cornaceae*, that is, in the *Nyssoideae*: only they have well defined style branches». Besides, as Eyde points out «Insertion of the ovule is lower-about mid-level in the cavity — in *Kaliphora* than in true cornads and the cushion-like epigynous nectary of true cornads is absent. Furthermore, the seeds develop with their micropyle turned down» (l. c.).

4. **Japonoliriaceae Takhtajan, fam. nov.** Based on latin description of *Japonolirion* Nakai, 1930. Bot. Mag. (Tokyo), 44 : 22. Typus: *Japonolirion* Nakai.

A rather isolated and rare alpine plant which is probably related to the *Melanthiaceae — Tofieldieae* (see: Utech, 1984) differs in axillary inflorescence, intectate and gemmate pollen grains and basic chromosome number x = 12.

5. **Xerophyllaceae Takhtajan, fam. nov.** Based on latin description of *Xerophyllum* Michaux, 1803, Fl. Bor.-Amer. 1 : 210. Typus: *Xerophyllum* Michx.

Xerophyllum has some similarities with *Tofieldieae* (including basic chromosome number) but markedly differs in its loculicidal capsule and versatile anthers as well as in the presence of raphides.

6. **Chionographidaceae Takhtajan, fam. nov.** Based on latin description of *Chionographis* Maximowicz, 1867, Bull. Acad. Sci. St. Petersb. 11 : 435. Typus: *Chionographis* Maxim.

A very distinct family which differs in its 4-porate, tectate and clavate pollen grains, seed anatomy and basic chromosome number x = 12 (which occur only in otherwise very different *Japonolirion).*

LITERATURE CITED

Bakolimalala-Ramamonjiarisoa Rakouth. Wood anatomy of Malagasy and African *Montiniaceae.* Service de Botanique, 1989. B. P. 906. Antananarivo. — *Eyde R. H.* Comprehending *Cornus*: puzzles and progress in the systematics of Dogwood // Bod. Rev. 1988. Vol. 54. P. 233—351. — *Ferguson I. K. Cornaceae.* World pollen and spore flora. Stockholm, 1977. — *Ferguson I. K., Hideux M. J.* Some aspects of the pollen morphology and its taxonomic significance in *Cornaceae* sensu lato // IV Int. palynol. conf. Lucknow (1976—1977). 1978 (1979). Pt 1. P. 240—249. — *Hideux M. J., Ferguson I. K.* The stereostructure of the exine and its evolutionary significance in *Saxifragaceae* sensu lato // I. K. Ferguson, J. Muller (Eds.). The evolutionary significance of the exine. Linn. Soc. Symp. ser. 1. London; N. Y., 1976. P. 327—377. — *Kumazawa M.* Comparative studies on the vernation in the *Ranunculaceae* and *Berberidaceae* // Japan. J. Bot. 1937. Vol. 13. P. 573—586, 659—667, 713—726. (In Japanese). — *Kuroki Y.* Chromosome study in four species of *Berberidaceae* // Mem. Ehime Univ. Sect. II. Biol. 1970. Vol. 6. P. 215—221. — *Nowicke J. W., Skvarla J. J.* Pollen morphology and phylogenetic relationships of the *Berberidaceae* // Smithsonian Contrib. Bot. 1981. Vol. 50. P. 1—83. — *Terabayashi S.* Studies in the morphology and systematics of *Berberidaceae.* 1. Floral anatomy of *Ranzania japonica* // Acta Phytotax. Geobot. 1977. Vol. 28. P. 45—57. — *Utech F. H.* Floral vascular anatomy of *Japonolirion* sensu Nakai (*Liliaceae*) and its tribal relationship // Ann. Carnegie Mus. 1984. Vol. 53. P. 447—461.

Komarov Botanical Institute
Russian Academy of Sciences
St. Petersburg

Received 29 IX 1993

УДК 561.71 : 551.77/.78(98) © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 1

Л. Б. Головнёва

НОВЫЙ РОД *PLATIMELIS* В ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ—РАННЕПАЛЕОГЕНОВЫХ ФЛОРАХ АРКТИКИ

L. B. GOLOVNEVA. A NEW GENUS *PLATIMELIS* IN THE LATE CRETACEOUS—EARLY PALEOGENE FLORAS OF THE ARCTIC

По отпечаткам листьев описывается новый род *Platimelis*, сближаемый с семействами *Platanaceae* и *Hamamelidaceae*. Он включает в себя 4 вида, распространенных на территориях Шпицбергена (*P. pterospermoides*), Гренландии (*P. spectabilis*) и Корякского нагорья (*P. platanoides*, *P. umcuvensis*). Этот род являлся характерным представителем северных умеренных флор самого конца мела—начала палеогена.

Листья, относимые к роду *Platimelis* gen. nov., довольно часто встречаются в северных умеренных флорах конца мела—начала палеогена. Они имеют крупную цельную пластинку с зубчато-выемчатым краем, развитыми суббазальными жилками и рельефным третичным жилкованием, сочетая в себе признаки платановых и гамамелисовых. Обычно их описывали под названиями *Pterospermites* или *Grewiopsis*, реже — *Protophyllum*, а также и под другими родовыми названиями. Для этих листьев характерна очень высокая морфологическая изменчивость; листья отдельных морфотипов могут иметь сходство с листьями многих родов. Однако род *Platimelis* по своим морфологическим признакам хорошо обособлен как от различных родов современных и вымерших платановых, так и от рода *Grewiopsis* и древних гамамелисовых. Роды *Grewiopsis* и *Protophyllum* имеют отличные от *Platimelis* диагнозы и типовые виды. Название *Pterospermites*, которое закрепилось за некоторыми видами в старых работах, по существующим правилам ботанической номенклатуры является неприемлемым для отпечатков листьев, так как в качестве типа рода *Pterospermites* первоначально были описаны семена из неогеновой флоры Швейцарии (Heer, 1859). И. А. Ильинская (1968) считает, что семена *Pterospermites vagans* Heer принадлежали к роду *Glyptostrobus*. Тем не менее под названием *Pterospermites* как самим О. Heer (1868, 1880), так и другими авторами было описано множество самых разнообразных листьев. Некоторые из них напоминают листья современного рода *Pterospermum* (Saporta, 1868), другие совершенно на них не похожи, т. е. эта группа является сборной. Поэтому для описываемых нами далее видов предлагается новое название — *Platimelis*. Оно, однако, не является заменителем названия *Pterospermites* для всех ранее описанных под этим названием листьев, а относится только к морфологически обособленной группе видов из северных умеренных флор.

Род *Platimelis* содержит 4 вида: 2 из них с Северо-Востока России — *P. umcuvensis* Golovn. и *P. platanoides* Golovn. — описываются впервые по материалам автора [колл. Ботанического института Российской академии наук (БИН РАН) в Санкт-Петербурге, № 967, 1199]. Для 2 других видов предложены новые комбинации. Вид *P. pterospermoides* (Budants.) Golovn. со Шпицбергена был изучен по коллекциям, которые хранятся в БИН РАН (№ 952, 953, сборы Л. Ю. Буданцева) и в Шведском музее естественной истории. Описание гренландского вида *P. spectabilis* (Heer) Golovn. основано на изученных О. Heer (1883) и В. Koch (1963) образцах из коллекций, хранящихся в Геологическом музее Университета Копенгагена.

Род Platimelis Golovn. gen. nov.

Диагноз. Листья цельные, от 3 до 22 см дл., округлой, овальной или яйцевидной формы, иногда асимметричные. Верхушка короткозаостренная, реже закругленная, с оттянутым кончиком. Основание сердцевидное, усеченное или закругленное, реже ширококлиновидное. Край зубчато-выемчатый. Зубцы редкие, приурочены к концам боковых жилок и их крупных ответвлений, широкотреугольные, более или менее симметричные, с закругленной или притупленной верхушкой, иногда железистые. Синусы между зубцами широкие и пологие. Наиболее крупные зубцы в верхней части листа и у верхушки, где они достигают 3—6 мм выс. В нижней части листа край почти цельный; зубцы в виде выступающей щетинки или железки. Вторичное жилкование перистое или перисто-пальчатое, краспедодромное. Боковые жилки прямые или слабо дуговидно изогнутые, в количестве 5—9, отходят от средней примерно под одинаковым углом — около 35—45°. Базальные жилки имеют 6—8 коротких базископических ответвлений, из которых обычно наиболее развиты средние. У некоторых видов ответвления базальных жилок могут быть частично или полностью семикраспедодромными. Вышележащие боковые жилки имеют немногочисленные ответвления в дистальной части. Базальные жилки отходят на 0.5—1.8 см выше основания листа. Ниже этих жилок располагаются 1—3 пары суббазальных жилок до 1—3 см дл. Суббазальные жилки петлевидно соединяются с ответвлениями базальных, реже оканчиваются в зубцах. Третичное жилкование имеет вид изогнутых лестничных анастомозов с рельефной полигональной сеткой между ними.

Для видов этого рода характерна высокая морфологическая изменчивость, наиболее сильно проявляющаяся в форме листовой пластинки, в форме и размерах зубцов.

Типовой вид: *Platimelis platanoides* Golovn. sp. nov., Корякское нагорье, бассейн р. Великой, р. Горная, рарыткинская свита, верхний маастрихт—даний.

Видовой состав: *P. platanoides* Golovn. sp. nov., *P. pterospermoides* (Budants.) Golovn. comb. nov., *P. spectabilis* (Heer) Golovn. comb. nov., *P. umcuvensis* Golovn. sp. nov.

Сравнение. Листья рода *Platimelis* по общей морфологии, строению края и наличию суббазальных жилок похожи на листья различных платановых, особенно на те из них, которые не имеют развитых лопастей: *Credneria*, *Protophyllum*, *Arthollia*, но отличаются рельефностью и рисунком жилкования 3-го и 4-го порядков.

Для платановых характерно хорошо развитое третичное лестничное жилкование. Жилки более высоких порядков тонкие и образуют сетку с очень мелкими конечными ячейками (табл. I, *4*). У *Platimelis* рисунок третичного жилкования представляет собой нечто среднее между лестничным и сетчатым типами. Жилки более высоких порядков по толщине почти не отличаются от третичных и образуют довольно крупные конечные ячейки с хорошо развитыми дендритами внутри (табл. I, *6*, *7*), что больше похоже на жилкование *Hamamelidaceae* (табл. I, *5*). От рода *Protophyllum* новый род отличается, кроме того, отсутствием щитка в основании листьев. От рода *Credneria* род *Platimelis* отличается формой листа и особенностями вторичного жилкования. У *Credneria* форма листа лопатовидная, с расширенной верхней частью, а базальные жилки мощные и поднимаются высоко вверх. У *Platimelis* пластинка листа округлая или овальная, обычно яйцевидная, с перистым или перисто-пальчатым жилкованием, базальные жилки редко поднимаются выше середины листа. Кроме того, у европейских видов *Credneria* (Zenker, 1833) часто имеются небольшие лопасти и петлевидное жилкование в основании листа, что не характерно для *Platimelis*. Американские виды креднерий (Hollick, 1936) не имеют лопастей и петлевидного жилкования, но у них суббазальные жилки развиты значительно сильнее, чем у *Platimelis*, и обычно заканчиваются в зубцах. Наиболее близким к *Platimelis* среди платановых является род *Arthollia* (Герман, Головнёва, 1988). Его листья характеризуются сходной округло-яйцевидной формой и перисто-пальчатым жилкованием. От *Arthollia* род

Platimelis отличается менее мощными базальными и менее развитыми суббазальными жилками. Некоторые виды *Arthollia* (например, *A. pacifica* Herman) имеют частые острые зубцы, которые не встречаются у *Platimelis.*

Виды рода *Platanus* хорошо отличаются от *Platimelis* наличием лопастей, мощными базальными жилками и низбеганием листовой пластинки на черешок. Исключение составляет *Platanus raynoldsii* Newb., который в ископаемых флорах встречается совместно с *Platimelis.* Для этого вида характерна большая вариабельность листовой пластинки: наряду с типичными трехлопастными листьями обычны нелопастные, креднериеподобные. От таких листьев *Platanus raynoldsii* листья *Platimelis* отличаются рельефным третичным жилкованием, асимметричностью, а также деталями строения верхушки и основания. Для листьев *Platanus raynoldsii* характерны низбегание пластинки у черешка (даже при сердцевидном основании) и хорошо развитые базальные жилки, часто имеющие увеличенные зубцы при их окончании или акроскопические ответвления. Такие признаки не встречаются у листьев *Platimelis.* В то же время для листьев *Platanus raynoldsii* не характерны ушковидное основание и крупный верхушечный зубец, имеющиеся у листьев *Platimelis.*

Еще один платан с цельными, нелопастными листьями — *Platanus quercifolia* Budants. — описан со Шпицбергена (Буданцев, 1983). Его листья отличаются от листьев *Platimelis* вытянутой формой пластинки с клиновидным основанием и острой верхушкой, частыми неравномерными зубцами и очень частыми, косо наклоненными третичными жилками. Вероятнее всего, *Platanus quercifolia* не является платаном, а принадлежит к вымершему роду, близкому к сем. *Hamamelidaceae*, так же как и *Platimelis.*

Листья рода *Platimelis* нередко описывались в составе рода *Grewiopsis.* Из-за недостаточно детального морфологического диагноза и неясных рисунков в работе G. Saporta (1868) в настоящее время этот род стал сборным. Под названием *Grewiopsis* описываются довольно разнообразные листья с перистым жилкованием и зубчатым краем. Изучение типового материала в Парижском музее естественной истории показало, что листья рода *Grewiopsis* характеризуются четко выраженными морфологическими особенностями (табл. II, *3*) и хорошо отличаются от листьев рода *Platimelis.* Saporta (1868) описано несколько видов *Grewiopsis* из палеоценовой флоры Сезанна. При просмотре образцов обнаружено, что все они скорее всего принадлежат к одному виду. Листья *Grewiopsis* характеризуются овально-яйцевидной или чаще треугольно-яйцевидной формой, вытянутой суженной треугольной верхушкой и закругленным, усеченным или реже слабосердцевидным основанием. Край зубчато-выемчатый, с мелкими, часто щетинковидными зубцами. Жилкование перистое, с 5—6 парами боковых жилок. Суббазальные жилки отсутствуют. Наиболее развиты средние боковые жилки, которые являются самыми длинными и имеют наибольшее количество ответвлений, оканчивающихся в зубцах. Нижняя пара боковых жилок обычно в 2—3 раза короче вышележащих, несет короткие ответвления и оканчивается в зубцах, реже петлевидно соединяется с другими жилками. Вторая снизу пара боковых жилок имеет 5—6 коротких базископических ответвлений, также оканчивающихся в зубцах. Верхние боковые жилки соединяются друг с другом петлевидно. К краю от внешней стороны петель отходят короткие жилочки. У верхушки листа край практически цельный. У *Platimelis* наиболее крупные зубцы находятся, наоборот, у верхушки листа и верхние боковые жилки никогда не соединяются петлевидно. Таким образом, листья *Platimelis* отличаются от листьев *Grewiopsis* формой пластинки, характером вторичного жилкования, наличием суббазальных жилок, краспедодромным, а не брохидодромным жилкованием у верхушки, увеличением размеров зубцов от основания к верхушке листа, формой и размерами зубцов.

Еще одним родом, близким по морфологии к *Platimelis*, является *Davidoidea* (Boulter, Kvaček, 1989), описанный из палеоценовых отложений о-ва Малл (Шотландия). Особенно большое сходство наблюдается с видом *D. hebridica* Johnson. Листья *Davidoidea* имеют сходные с листьями *Platimelis* форму пластинки, характер вторичного жилкования, развитые суббазальные жилки и зубчато-выемчатый край. Отличительными признаками родов *Davidoidea* и *Platimelis* являются строение и частота расположения зубцов. Зубцы *Davidoidea* частые, косо вверх направленные, на концах заостренные, обычно крючковидно изогнутые, реже с вогнутыми внешними сторонами, в то время как у *Platimelis* редкие, широкотреугольные, с закругленной верхушкой.

Род *Hamamelites* (Saporta, 1868) сходен с *Platimelis* формой листовой пластинки, характером вторичного жилкования и зубчато-выемчатым краем, но в отличие от *Platimelis* у него не развито суббазальное жилкование, а зубцы заостренные, иногда крючковидные. Особенно близкими по морфологии к листьям рода *Platimelis* являются листья *Hamamelites palanensis* Budants. (Буданцев, 1983) из палеоцен-эоценовых отложений Корякского нагорья и Камчатки. У наиболее древних представителей этого вида из умкинской свиты Корякского нагорья и с р. Снатол («напанская» и «хулгунская» свиты) даже имеются короткие суббазальные жилки (примерно у одной трети экземпляров). На примере *Hamamelites palanensis* можно видеть постепенную эволюцию листовой пластинки от форм, близких к *Platimelis*, в палеоценовых флорах, до форм, типичных для *Hamamelites* и сходных с современными листьями *Hamamelis*, в эоценовой чемурнаутской флоре.

Замечания. Кроме описанных далее 4 видов, к роду *Platimelis*, возможно, принадлежат некоторые виды из третичной флоры Аляски (Hollick, 1936; Wolfe, 1966). Однако на основе имеющихся в указанных работах фотографий нельзя пересмотреть этот материал, поскольку в третичной флоре Аляски очень много сходных с *Platimelis* листьев древних *Hamamelidaceae*. Наиболее вероятными представителями *Platimelis* являются образцы из формации Chikaloon в бассейне р. Матануска, описанные J. Wolfe (1966) как *Grewiopsis auriculaecordatus* (Hollick) J. Wolfe и A. Hollick (1936) как *Quercus platania* Heer (tab. 44, fig. 5, 6), *Cissus pterospermoides* Hollick (tab. 80, fig. 1), *C. cissoides* (Saporta) Hollick (tab. 80, fig. 2), *Pterospermites spectabilis* Heer (tab. 87, fig. 2; tab 88, fig. 2; tab. 89, fig. 2, 3), *P. auriculaecordatus* Hollick (tab. 92, fig. 1—5; tab. 93, fig. 1, 2), *P. conjunctivus* Hollick (tab. 91, fig. 1, 2), частично *Grewiopsis alaskana* Hollick (tab. 85, fig. 2) и *Viburnum nordenskioldii* Heer (tab. 107, fig. 1).

Весьма вероятна также принадлежность к *Platimelis* листьев, описанных как *Pterospermites whitei* Ward из палеоцена Канады (Bell, 1949: tab. 47, fig. 1, 3, 5), но, к сожалению, у этих образцов не сохранилась верхняя часть листа и плохо видно строение зубцов.

Platimelis platanoides Golovn. sp. nov.

(табл. I, *2*, *6*, *7*; II, *1*, *2*, *4*; III; IV; V, *2—5*; VI, *1*, *2*)

Pterospermites alternans auct. non Heer: Криштофович, 1958 : 114, табл. 12, *3*. — *P. conjunctivus* auct. non Hollick: Криштофович, 1958 : 114, табл. 14, *2*; 15. — *P. platanoides* Golovn., Головнёва, 1991, nom. nudum. — *Protophyllum spectabilis* (Heer) Ablajev: Аблаев, 1974 : 93, табл. 2, *1*, *2*.

Описание. Листья округлой, овальной или яйцевидной формы, иногда слегка асимметричные. Основание закругленное, усеченное или слабосердцевидное. Верхушка короткозаостренная или закругленная, с оттянутым кончиком. Листья от 4 до 15—18 см дл. (в среднем 12—13 см) и 3.5—15 см шир.

Черешок короткий, 1—2 см. Край зубчато-выемчатый. Наиболее крупные зубцы в верхней трети листа и у верхушки, в основании край почти цельный. Зубцы редкие, широкотреугольные, с притупленной верхушкой, до 2—3 мм выс. и 4—6 мм шир. Жилкование перисто-пальчатое. Боковых жилок 6—8 пар, отходят от средней под углом около 40 °. Базальные жилки отходят от средней на расстоянии 0.5—1 см от нижнего края листа и имеют 6—8 коротких базископических ответвлений, отходящих под углом 30—50°. Самые нижние ответвления часто петлевидно соединяются с вышележащими жилками. Остальные боковые жилки имеют 1—3 коротких дистальных ответвления или не ветвятся. Суббазальных жилок 1—2 пары. Они обычно S-образно изогнуты и петлевидно соединяются с ответвлениями базальных.

Голотип: Колл. БИН РАН, № 967, обр. 335а, Корякское нагорье, бассейн р. Великой, р. Левая Горная, верхняя подсвита рарыткинской свиты, даний, табл. III, *3*.

Материал и местонахождения. Колл. БИН РАН, № 967, Корякское нагорье, р. Левая Горная, образцы 207б, 196б, 208б, 209б, 321—342, 901—914, верхняя половина рарыткинской свиты, верхний маастрихт—даний. Колл. БИН РАН, № 1199, Корякское нагорье, бассейн р. Эмима, обр. 44а, верхняя подсвита корякской свиты, верхний маастрихт.

Platimelis umcuvensis Golovn. sp. nov.

(табл. V, *1*; VI, *3*)

Описание. Листья овальной или яйцевидной формы, с закругленным или ширококлиновидным основанием и короткозаостренной верхушкой, 6—11 см дл. и 3—6 см шир. Зубцы редкие, широкотреугольные, до 2—3 мм выс., с широкими пологими синусами. Вторичное жилкование перистое или перисто-пальчатое. Боковые жилки в числе 5—7 пар отходят от средней под углом около 30 °. Базальные жилки отходят от средней на расстоянии 0.5—0.8 см от края листа и несут 5—6 коротких ответвлений, оканчивающихся в зубцах. Суббазальные жилки тонкие, прямые, короткие.

Голотип. Колл. БИН РАН, № 967, обр. 604, Корякское нагорье, р. Левая Горная, нижняя половина рарыткинской свиты, маастрихт.

Материал и местонахождения. Колл. БИН РАН, № 967, р. Левая Горная, образцы 1234, 604—610; р. Правая Горная, обр. 1258; ручей Овражный, обр. 1226, нижняя половина рарыткинской свиты, маастрихт.

Сравнение. От *P. platanoides* вид *P. umcuvensis* отличается более мелкими размерами и более вытянутой формой листовой пластинки с преобладанием перистого жилкования, наличием наряду с закругленным ширококлиновидного основания, менее развитыми суббазальными жилками, более тонким и не таким рельефным, как у *P. platanoides*, третичным жилкованием.

Platimelis pterospermoides (Budants.) Golovn. comb. nov.

(табл. I, *1*; VII, *1*, *3—5*; рис. 1, *3*)

Grewiopsis pterospermoides Budants.: Буданцев, 1983 : 137, табл. 47, *3—5*; 48, *1—3*; 49, *1—3*. — *G. lindstroemianus* Budants.: Буданцев, 1983 : 137, табл. 47, *1*, *2*.

Описание. Листья овальной, округлой, яйцевидной, реже эллиптической формы, асимметричные. Основание закругленное, усеченное или сердцевидное. Верхушка короткозаостренная, с крупным закругленным зубцом на конце. Листья 3.5—11.5 см дл. и 3.6—12 см шир. Край зубчато-выемчатый, в нижней

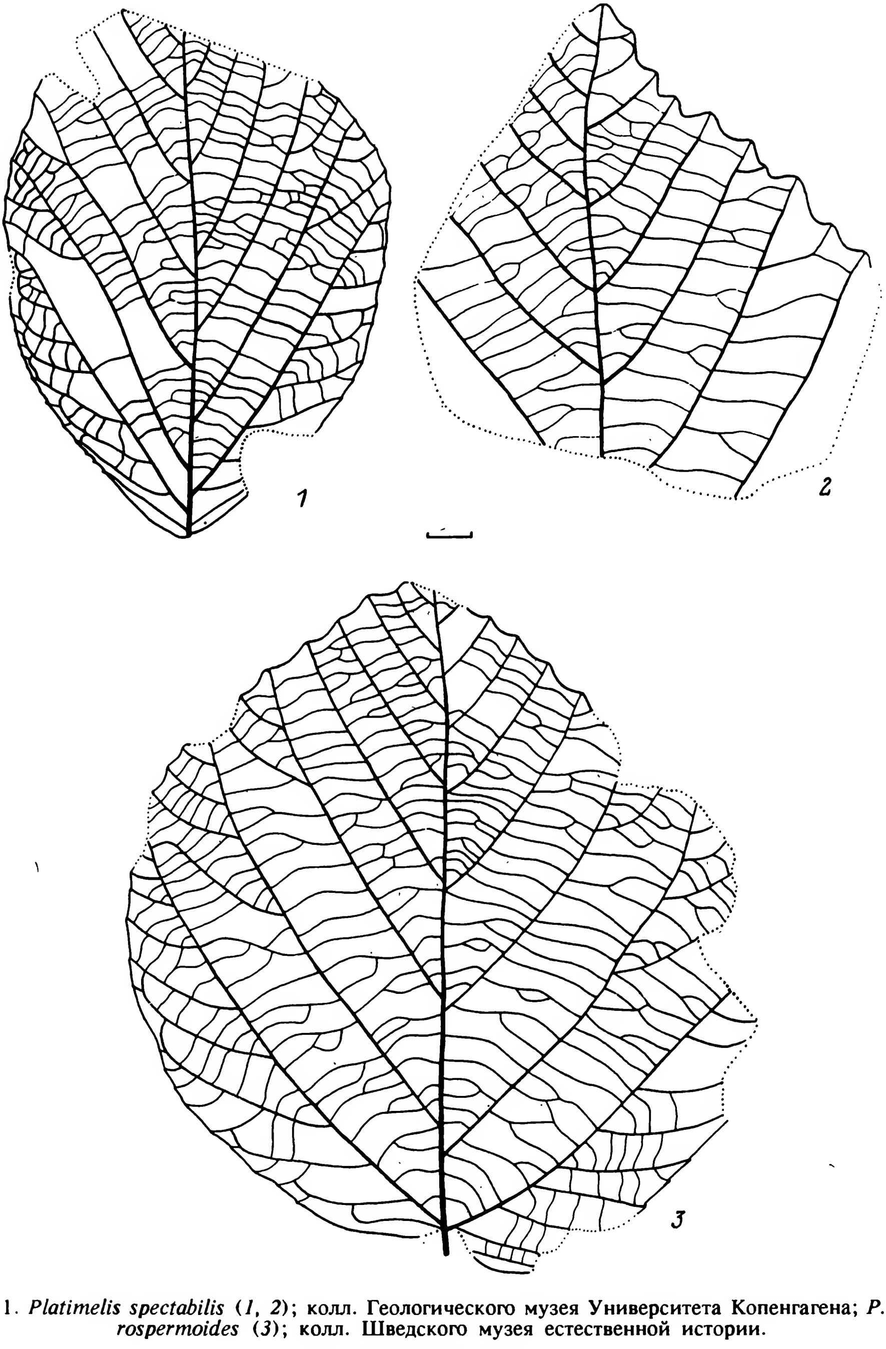


Рис. 1. *Platimelis spectabilis* (*1, 2*); колл. Геологического музея Университета Копенгагена; *P. pterospermoides* (*3*); колл. Шведского музея естественной истории.

Масштабная линейка — 1 см.

части листа волнистый или с мелкими щетинковидными зубцами. В верхней части листа зубцы широкотреугольные, с закругленной верхушкой, до 1—1.5 мм выс. и 3—5 мм шир. У верхушки зубцы могут достигать 3—5 мм выс. Вторичное жилкование перистое или перисто-пальчатое, краспедодромное, в основании листа обычно семикраспедодромное. Боковые жилки в числе 6—9 пар отходят от средней под углом около 45°. Наиболее развиты 2 нижние пары, остальные постепенно укорачиваются к верхушке. Базальные жилки имеют 6—8 базископических ответвлений, отходящих под углом 40—60°. Они дуговидно изогнуты и обычно петлевидно соединяются друг с другом, а к краю отходят небольшие жилки от внешней стороны петель. Вторая пара жилок имеет 3—4 краспедодромных ответвления в верхней трети. Вышележащие боковые жилки несут 1—2 коротких дистальных ответвления. Базальные жилки отходят от средней на расстоянии 0.3—0.4 см от края листа (редко до 1 см). Ниже отходит 1 пара суббазальных жилок 1—2.5 см дл., петлевидно соединяющихся с ответвлениями базальных.

Сравнение. От *P. platanoides* вид *P. pterospermoides* отличается более вытянутой формой листа и преобладанием перистого жилкования. Суббазальные жилки у *P. pterospermoides* развиты слабее, а базальные приподняты меньше, чем у *P. platanoides*. Ответвления базальных жилок у *P. pterospermoides* обычно петлевидно соединяются друг с другом, а у *P. platanoides* они краспедодромные. У *P. pterospermoides* наблюдается бóльшая вариабельность в строении края, размере и форме зубцов, чем у *P. platanoides*.

От листьев *P. umcuvensis* листья *P. pterospermoides* отличаются более крупными размерами и петлевидными ответвлениями базальных жилок.

Platimelis spectabilis (Heer) Golovn. comb. nov.

(табл. I, *3*; VII, *2*; рис. 1, *1*, *2*)

Pterospermites spectabilis Heer, 1869 : 480, tab. 43, fig. 15b; tab. 53, fig. 1—4; Heer, 1880 : 14, tab. 6, fig. 10; Heer, 1883 : 125, tab. 81, fig. 3a. — *P. alternans* Heer, 1869 : 480, tab. 54, fig. 3. — *Credneria spectabilis* (Heer) B. E. Koch, 1963 : 86, tab. 48, 49, 50, 51, fig. 1. — *Quercus platania* auct. non Heer: Heer, 1869 : 476, tab. 46, fig. 5. — *Viburnum nordenskioldii* auct. non Heer: Heer, 1883 : 115, tab. 92, fig. 11.

Описание. Листья овальные или эллиптические, с закругленным или ширококлиновидным основанием, короткозаостренной со слегка оттянутым кончиком верхушкой. Край в нижней и средней частях листа волнистый или почти цельный, с маленькими щетинковидными зубчиками. В верхней части листа зубцы низкие, широкотреугольные, с закругленной верхушкой, до 2—5 мм выс. Вторичное жилкование перистое, краспедодромное, в основании листа семикраспедодромное. Боковые жилки в числе 6—7 пар отходят от средней под углом 35—45°. Наиболее развиты 2-я и 3-я снизу пары жилок. Базальные жилки более короткие, имеют 6—8 коротких базископических ответвлений, которые петлевидно соединяются друг с другом или оканчиваются в зубцах. Вышележащие жилки имеют 2—5 ответвлений, которые оканчиваются в зубцах. Базальные жилки отходят от средней на расстоянии 0.5—1.8 см от края листа. Ниже находятся 1—3 пары суббазальных жилок 1—3 см дл., петлевидно соединяющихся с ответвлениями базальных или оканчивающихся в зубцах.

Сравнение. От листьев *P. platanoides* листья *P. spectabilis* отличаются строго перистым жилкованием с короткими базальными жилками, более мелкими зубцами, более развитыми суббазальными жилками; от листьев *P. pterospermoides* — более развитыми суббазальными жилками и более значительным расстоянием от базальных жилок до края листа; от листьев *P. umcuvensis* — более крупными размерами и более развитыми субазальными жилками.

Нужно отметить, что все 4 вида рода *Platimelis* являются довольно близкими по морфологии, характеризуются высокой изменчивостью, и ряды изменчивости отдельных видов частично перекрываются. Однако у разных видов преобладают разные морфотипы, и в ряду изменчивости каждого вида имеются формы, которые не встречаются у других видов. Кроме того, виды рода *Platimelis* происходят из удаленных и изолированных друг от друга регионов. Виды *P. platanoides* и *P. umcuvensis* происходят из одного региона, но различаются по возрасту и относятся к разным этапам развития берингийской палеофлоры (Головнёва, 1991).

Наиболее древние находки *Platimelis* известны на северо-востоке России (Корякское нагорье) из отложений каканаутской свиты (*Platimelis* sp.) и нижней половины рарыткинской свиты (*P. umcuvensis*). Они датируются средним маастрихтом. В верхнем маастрихте Корякского нагорья остатки листьев *P. platanoides* встречаются в верхней подсвите корякской свиты и в верхней половине рарыткинской свиты. Во флористическом комплексе верхней подсвиты рарыткинской свиты, которая датируется данием (Головнёва, 1991), листья *P. platanoides* становятся доминирующими. В Гренландии остатки *P. spectabilis* приурочены к нижнепалеоценовым (датским) отложениям формаций Агатдал и Верхний Атанекердлук. На Шпицбергене первые представители рода *Platimelis* появляются в наиболее древней палеогеновой флоре в местонахождении Kolfjellet. По составу эта флора близка к рарыткинской и, видимо, является датской. Для более поздней баренцбургской палеоценовой флоры листья *Platimelis* не характерны, но в раннеэоценовой стурвольской флоре они являются одним из доминирующих элементов. В целом виды рода *Platimelis* распространены в северных арктических широтах между 60 и 80° с. ш. (рис. 2), т. е. имеют циркумполярный ареал. Возрастной диапазон рода *Platimelis* протягивается от маастрихта до раннего эоцена. Причем наиболее

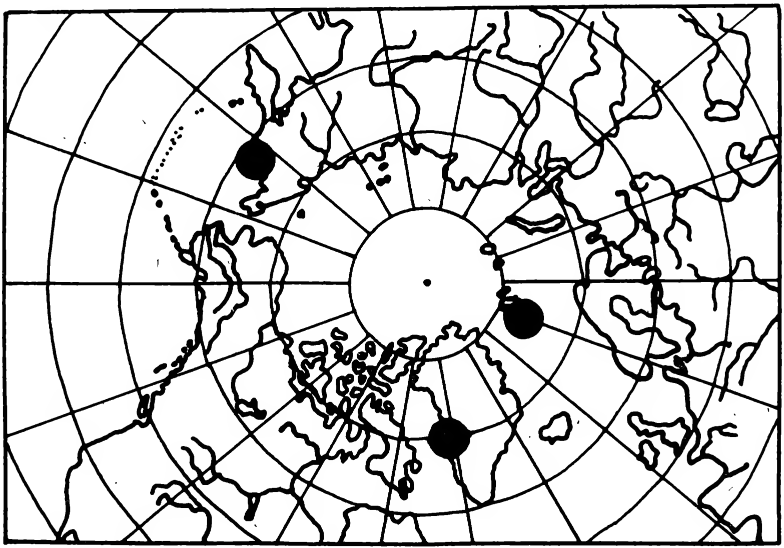


Рис. 2. Географическое распространение видов рода *Platimelis*.

характерны эти листья для раннепалеоценовых (датских) умеренных флор, где они часто являются доминантами. На Шпицбергене *P. pterospermoides* продолжает доминировать и в более позднее время, что, возможно, связано с сохранением умеренного климата в этих широтах в эоцене. В более низких широтах (Камчатка, Южная Аляска) в позднем палеоцене и эоцене виды рода *Platimelis* замещаются различными древними представителями сем. *Hamamelidaceae*.

Положение рода *Platimelis* в отделе цветковых растений остается неясным. Листья *Platimelis* имеют признаки, общие с признаками листьев семейств *Platanaceae* и *Hamamelidaceae*. По морфологии они близки к листьям позднемеловых представителей платановых *Credneria* и *Arthollia* с перисто-пальчатым жилкованием, цельной пластинкой и развитыми суббазальными жилками, а также и к листьям сем. *Hamamelidaceae* из группы родов с перистым краспедодромным жилкованием: *Hamamelis, Parrotia, Parrotiopsis, Fortunearia*. С листьями гамамелисовых род *Platimelis* сближают такие признаки, как легкая асимметрия пластинки, форма верхушки с крупным центральным зубцом, постепенное увеличение размеров зубцов от основания к верхушке, короткие ответвления базальных жилок, обычно петлевидно соединяющихся друг с другом. Как для платановых, так и для гамамелисовых характерен зубчато-выемчатый край с редкими зубцами и жилкованием платаноидного типа (Hickey, Wolfe, 1975). У рода *Platanus* зубцы более высокие и узкие, часто крючковидно изогнутые, с заостренной верхушкой. Жилкование внутри зубца имеет вид 2 рядов петель, располагающихся по бокам от центральной жилки (табл. I, *4*, на примере *Platanus occidentalis* L.). У рода *Hamamelis* (табл. I, *5*, на примере *Hamamelis japonica* Siebold. et Zucc.) и других сходных с ним родов сем. *Hamamelidaceae* зубцы более низкие, с широким основанием и притупленной верхушкой. У них не образуется правильного ряда петель и вокруг центральной жилки располагаются только мелкие ячейки. Такое же жилкование у края листовой пластинки характерно и для *Platimelis* (табл. I, *6*, *7*), так что по строению зубцов род *Platimelis* стоит ближе к сем. *Hamamelidaceae*, чем к сем. *Platanaceae*. По характеру третичного и более мелкого жилкования рода *Platimelis* также более близок к сем. *Hamamelidaceae*. У листьев *Platanus* имеются хорошо развитое третичное лестничное жилкование и очень мелкая сеточка, образованная жилками 4-го и 5-го порядков. У листьев примитивных гамамелисовых, и особенно у *Platimelis*, третичное жилкование лестнично-сетчатое. Жилки 4-го и 5-го порядков по толщине мало отличаются от третичных и образуют довольно крупные, резко выделяющиеся ячейки. Конечные альвеолы у *Platimelis* и *Hamamelis* в 2—4 раза крупнее, чем у *Platanus*. Однако плотность жилкования и размеры конечных альвеол являются скорее экологическими признаками, чем систематическими, и зависят от влажности воздуха. Можно предположить, что представители *Platimelis* росли примерно в тех же условиях, что и *Hamamelis*, т. е. были кустарниками, обитающими под пологом леса. Платаны, напротив, являются высокими деревьями верхнего полога, и мелкие размеры альвеол и высокая плотность жилкования в их листьях могут быть связаны с бóльшим иссушением воздуха в кронах.

По морфологии листа род *Platimelis* близко не связан ни с одним из современных родов гамамелисовых, и, поскольку неизвестны его репродуктивные структуры, он не может быть включен в сем. *Hamamelidaceae*. Поэтому он рассматривается как род неясного систематического положения, сближаемый с сем. *Hamamelidaceae*. Вероятно, род *Platimelis* имел отношение к начальным этапам формирования этого семейства. Об этом же свидетельствуют близкое сходство и наличие переходных форм листьев рода *Platimelis* и палеоценовых представителей рода *Hamamelites* с Камчатки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Рарыткинская флора р. Анадырь, Южная Чукотка // Вопр. биостратиграфии советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. С. 90—108. — *Буданцев Л. Ю.* История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 1983. 158 с. — *Герман А. Б., Головнёва Л. Б.* Новый род позднемеловых платанообразных Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1456—1468. — *Головнёва Л. Б.* Виды рода *Trochodendroides* (*Cercidiphyllaceae*) в маастрихт—датской рарыткинской флоре Корякского нагорья // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 427—436. — *Ильинская И. А.* Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л.: Наука, 1968. 114 с. — *Криштофович А. Н.* Ископаемая флора Пенжинской губы, оз. Тас-Тах и хр. Рарыткин // Тр. БИН АН СССР. 1958. Сер. 8. Вып. 3. С. 74—120. — *Bell W. A.* Uppermost Cretaceous and Paleocene floras of Western Alberta // Can. Geol. Surv. Bull. 1949. N 3. P. 1—231. — *Boulter M. C., Kvaček Z.* The Palaeocene flora of the isle of Mull // Special papers in paleontology. 1989. N 42. P. 1—141. — *Heer O.* Flora tertiaria helvetiae. Winterthur, 1859. 378 p. — *Heer O.* Die fossile Flora der Polarländer // Flora fossilis arctica. Zürich, 1868. T. 1. S. 1—192. — *Heer O.* Contribution to the fossil flora of North-Greenland (Flora fossilis arctica. T. 2) // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1869. Vol. 159. P. 445—488. — *Heer O.* Nachträge zur fossilen Flora Grönlands (Flora fossilis arctica. T. 6) // Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 1880. Vol. 18. N 2. S. 1—17. — *Heer O.* Flora fossilis Groenlandica // Flora fossilis arctica. Zürich, 1883. T. 7. S. 1—275. — *Hollick A.* The Tertiary flora of Alaska // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1936. N 182. P. 1—185. — *Hickey L. J., Wolfe J. A.* The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology // Ann. Mis. Bot. Garden. 1975. Vol. 62. P. 538—582. — *Koch B. E.* Fossil plants from the lower Paleocene of the Agatdalen area, central Nugssuag peninsula, Northwest Greenland // Meddel. om Grønland. 1963. Bd 172. N 5. P. 1—120. — *Saporta G.* Prodrome d'une flore fossile des travertins anciens de Sésanne // Mem. de la Soc. Geol. de France. 1868. Ser. 3. T. 8. Mem. 3. S. 289—436. — *Wolfe J. A.* Tertiary plants from the Cook Inlet region, Alaska // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1966. N 398-B. P. 1—28. — *Zenker J. C.* Beiträge zur Naturgeschichte der Urwelt. Jena, 1833. 67 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 II 1993

SUMMARY

A new genus *Platimelis* related to the *Hamamelidaceae* was described based on the leaf prints. The genus includes 4 species: from Spitsbergen island (*P. pterospermoides*), Greenland (*P. spectabilis*) and Koryak highland (*P. platanoides, P. umcuvensis*). This genus was the typical one for northern temperate floras at the end of Cretaceous — beginning of Paleogene.

УДК 561.26 : 551.782.1

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 1

Г. К. Хурсевич, Г. П. Черняева

НОВЫЙ ВИД РОДА *CONCENTRODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ МИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАБАЙКАЛЬЯ

G. K. KHURSEVICH, G. P. CHERNIAEVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CONCENTRODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM THE MIOCENE DEPOSITS OF THE TRANSBAIKAL REGION

Электронно-микроскопические исследования створок представителей рода *Concentrodiscus* из миоценовых отложений Забайкалья (Амалатское плато) позволили выделить новый для науки вид — *C. variabilis*.

Пресноводные неогеновые отложения Забайкалья отражают своеобразную флору центрических диатомей, представленную родами, многие из которых были описаны в последние годы: *Aulacosira* Thw., *Alveolophora* Moiss. et

Nevretd., *Pseudoaulacosira* Lupik. et Churs., *Ellerbeckia* Crawford, *Actinocyclus* Ehr., *Concentrodiscus* Churs., Moiss. et Suchova, *Ectodictyon* Churs. et Tschern. и др. (Ендрихинский, Черемисинова, 1970; Хурсевич, Черняева, 1989; Моисеева, Невретдинова, 1990; Цветков и др., 1990; Лупикина, Хурсевич, 1991). Впервые род *Concentrodiscus* был выделен из миоценовых диатомитов бассейна р. Кукугунды в пределах Верхнесюльбанской впадины Станового нагорья (Хурсевич и др., 1989). Материалом для настоящего сообщения послужили результаты изучения многочисленных створок рода *Concentrodiscus* из миоценовых отложений Амалатского плато (Витимское плоскогорье) при помощи сканирующего электронного микроскопа JSM-35C японской фирмы «JEOL», позволившие обнаружить второй вид в составе упомянутого выше рода. Микрофотографирование на СЭМ проведено Г. К. Хурсевич.

Concentrodiscus variabilis Churs. et Tschern. sp. nov.

Панцирь низкоцилиндрический, со вставочными ободками. Створки круглые, отчетливо концентрически-волнистые, 15—33 мкм в диам. Ареолы локулярные, с плоским крибрумом на внутренней поверхности створки и фораменом на наружной, расположены в радиальных рядах неравномерно: на вогнутых участках плотнее (25—30 ареол в 10 мкм), на выпуклых реже (16—20 ареол в 10 мкм). Центральное поле не выражено, либо с одной или несколькими изолированными ареолами. На лицевой части створки выросты с 4 опорами (в числе от 5 до 11) образуют неправильное замкнутое или незамкнутое кольцо недалеко от центра. На границе с загибом расположено кольцо краевых выростов с 4 опорами, 10—14 в 10 мкм. Местоположение двугубого выроста на створке непостоянное: он размещен в центре створки или близ него, а также на середине радиуса створки или в прикраевой зоне диска. На внутренней поверхности створки двугубый вырост имеет вид короткой уплощенной трубки с расширенным концом и узкой щелью, ориентированной разнообразно, а на наружной — заканчивается круглым отверстием. Загиб створки, 2—4 мкм выс., с ареолами в прямых и косо пересекающихся рядах, 35—45 в 10 мкм. В верхней части загиба ареолы расположены более рыхло, чем в нижней. Край загиба створки гиалиновый (см. таблицу-вклейку, *1—13*).

Пресноводный вымерший вид.

Тип: Забайкалье, Витимское плоскогорье, Амалатское плато, скв. 4053, гл. 216 м; диатомит, миоцен, в массе; коллекция Г. П. Черняевой; хранится в Лаборатории геологии антропогена ИГГиГ АН Беларуси (Минск), № 2/4053.

От *Concentrodiscus abnormis* Churs., Moiss. et Suchova (Хурсевич и др., 1989 : 1660—1661) отличается присутствием выростов с опорами на лицевой части створки, более плотным расположением краевых выростов с опорами на загибе створки и отсутствием шипов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ендрихинский А. С., Черемисинова Е. А. О нахождении миоценовых отложений на Витимском плоскогорье // ДАН СССР. 1970. Т. 191. Вып. 4. С. 885—888. — *Лупикина Е. Г., Хурсевич Г. К. Pseudoaulacosira* — новый род пресноводных диатомовых водорослей класса *Centrophyceae* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 130—131. — *Моисеева А. И., Невретдинова Т. Л.* Новые семейство и род пресноводных диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 530—544. — *Хурсевич Г. К., Моисеева А. И., Сухова Г. А.* Новый род диатомовых водорослей семейства *Stephanodiscaceae* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1600—1601. — *Хурсевич Г. К., Черняева Г. П. Ectodictyonaceae* — новое семейство из класса *Centrophyceae*

(*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 7. С. 1034—1035. — *Цветков В. П., Сухова Г. А., Жежель О. Н.* Новые данные по стратиграфии раннего кайнозоя Верхнесюльбанской впадины (Становое нагорье) // Новые данные о стратиграфии Дальнего Востока и Тихого океана. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 61—67.

Институт геологии, геохимии и геофизики АН Беларуси
Минск
Институт Земной коры СО РАН
Иркутск

Получено 26 X 1992

SUMMARY

Electron-microscopic investigations of representatives of the genus *Concentrodiscus* from the Miocene deposits of the Transbaikal area (Amalat plateau) have allowed to reveal a new species of this genus, *C. variabilis*.

УДК 582.992

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 1

А. А. Колаковский

КОНСПЕКТ СИСТЕМЫ СЕМЕЙСТВА *CAMPANULACEAE* СТАРОГО СВЕТА

A. A. KOLAKOVSKY. THE CONSPECTUS OF THE SYSTEM OF THE OLD WORLD *CAMPANULACEAE*

На основании проведенных автором карпологических исследований родов колокольчиковых (Колаковский, 1986) предлагается конспект системы семейства в пределах Старого Света; даны описания новых триб. Приведены схематические карты ареалов родов по подсемействам.

Сем. *Campanulaceae* Juss.

Подсем. 1. *Primatocarpoideae* Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12: 1574. Тип: *Prismatocarpus* L'Hér.

Род. *Craterocapsa* Hilliard et Burtt, 1973, Nat. Roy. Gard. Edinburgh, 32: 303—388.

Отмечается, что коробочки открываются верхушечным отверстием.

Монотипный род из Южной Африки, возможно, родственный *Roella* L. (Рис. 1, *1*). Согласно M. Thulin (1975), род не заслуживает выделения.

Род. *Namacodon* Thulin, 1974, Bot. Not.: 165—182.

Род, по утверждению самого автора (Thulin, 1974), чрезвычайно близок к роду *Prismatocarpus*, от которого отличается в основном тем, что коробочки растрескиваются по створкам и пыльца освобождается тетрадами.

Монотипный род из Юго-Западной Африки. (Рис. 1, *1*). Род, вероятно, не заслуживает выделения, так как продольное растрескивание коробочек характерно для *Prismatocarpus*.

Род *Prismatocarpus* L'Hér. 1789, Sertum Angl.: 1.

Чашечка с 5 зубцами, без придатков между ними. Венчик трубчатый или колокольчатый, с 5 долями отгиба. Завязь нижняя, узкоцилиндрическая, 2—3-гнездная. Коробочки ложно-крышечного карпологического типа, с последующим продольным растрескиванием. Травы или полукустарники с листьями верескового типа.

В роде 15 видов, эндемичных для Южной Африки. (Рис. 1, *1*).

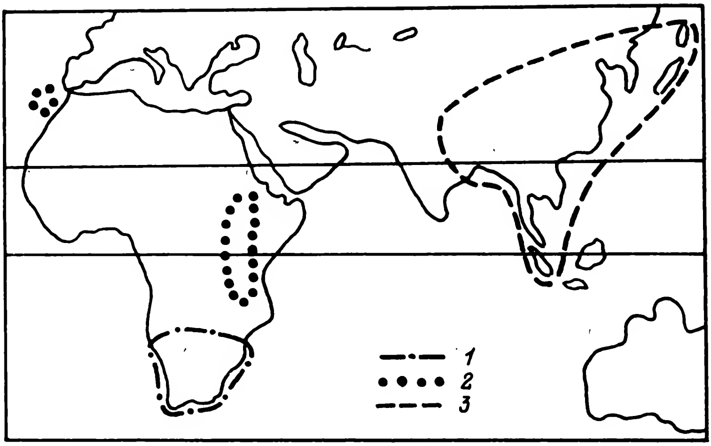


Рис. 1. Ареалы родов подсемейств *Canarinoideae* и *Prismatocarpoideae*.
1 — *Craterocapsa, Namacodon, Prismatocarpus, Roella, Treichelia*; *2* — *Canarina*; *3* — *Campanumoea*.

Род *Roella* L. 1753, Sp. Pl.: 178.

Род по удлиненно-цилиндрическим коробочкам ложно-крышечного карпологического типа близок к *Prismatocarpus*, от которого отличается колокольчатым или воронковидным венчиком. Многолетние травы верескового типа.

В роде около 10 южноафриканских видов. (Рис. 1, *1*).

Род *Treichelia* Vatke, 1874, Linnaea, 18 : 699—714.

Род, согласно Schoenland (1894), характеризуется трубчатым венчиком, 2-гнездной завязью и коробочкой ложно-крышечного карпологического типа. Низкорослые травы с линейными листьями.

Монотипный род из Южной Африки. (Рис. 1, *1*).

Подсем. 2. *Canarinoideae* Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1574. Тип: *Canarina* L.

Triba Canariniaea Kolak. trib. nov. — Placenta membranacea, bilobata, papillata, minima. Semina ovata vel oblonga. Typus carpologicus bacciformis cavitata centrali. Typus: *Canarina* L.

Плацента пленчатая, 2-лопастная, с сосочками, маленькая. Семена яйцевидные или продолговатые. Карпологический тип ягодообразный, центрально-полостной. Тип: *Canarina* L.

Род *Canarina* L. 1771, Mantissa, 2 : 148, 225; Колаковский, 1990, Сообщ. АН ГССР, 139, 2 : 382—384.

Чашечка без придатков, с остающимися долями. Венчик (5)6—7-членный, колокольчатый, желтый или красный. Тычинки свободные, с расширенными нитями, вначале полностью поперек сложенные. Плоды нераскрывающиеся. ягодообразные (мясистая коробочка), лишенные центральной колонки, с центральной полостью, сообщающейся с гнездами. Лиановидные травы с утолщенными корнями, супротивными или мутовчатыми листьями.

В роде 2 вида в Восточной Африке и 1 на Канарских о-вах. (Рис. 1, *2*).

Окрашенный венчик и жидкий нектар у *Canarina* дали возможность отнести этот род к растениям, опыляемым птицами (Kugler, 1970).

Род гондванский, горный, длительно изолированный географически, с особым центрально-полостным карпологическим типом, обладающий также неизвестными вообще для цветковых складывающимися пополам тычинками. Не исключена возможность повышения таксономического ранга трибы до подсемейства.

Триба Campanumoeae Kolak. trib. nov. — Placenta carnosa, alveolata, magna. Semina globosa, minuta. Typus carpologicus bacciformis, collumna centrali. Typus: *Campanumoea* Blume.

Плацента мясистая, ячеистая, крупная. Семена шаровидные, мелкие. Карпологический тип ягодообразный, с осевой колонкой. Тип: *Campanumoea* Blume.

Род *Campanumoea* Blume, 1825, Beschr. Jav. 8 : 22.

Цветки 4—5-членные. Чашечка без придатков, с остающимися при плодах долями. Плод ягодообразный, с осевой колонкой. Плаценты очень крупные, мясистые, равные покровам плода, мелко- и густоячеистые. Семена мелкие, шаровидные, мелкосетчатые. Многолетние травы с утолщенными корнями, с супротивными листьями.

Род олиготипный, горный, малезийско-восточноазиатский, доходящий до Гималаев. (Рис. 1, *3*).

Подсем. 3. *Wahlenbergioideae* (Endl.) Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1574. Тип: *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth.

Это подсемейство, несомненно, крайне гетерогенное. К группе типичных представителей подсемейства отнесены роды, очень сходные по коробочкам, типа *Wahlenbergia—Codonopsis*. К другой группе — условно валенбергиевых — отнесены роды также с безаксикорновыми коробочками, почти не проявляющие между собой родственных связей, резко карпологически различные, подобные *Ostrowskia* Regel — растению, которое М. Г. Попов назвал «упавшим с неба». Они являются, вероятно, слепыми ветвями эволюции — реликтами-архаидами, рассредоточенными в пределах средиземногорной области. Все это затрудняет определение их истинного систематического положения. (Рис. 2, *1*).

Группа типичных валенбергиевых

Род *Berenice* Tul. недостаточно изучен карпологически и не включен в трибу *Wahlenbergieae*.

Триба *Wahlenbergieae* Endl. 1984, Gen. 1 : 513; DC. 1839, Prodr. 7, 2 : 413; Федоров, 1957, Фл. СССР, 24 : 432, sensu str.; Колаковский, 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1574. Тип: *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth.

Род *Codonopsis* Wall. 1824, in Roxb. Fl. Ind. 2 : 103; Комаров, 1908, Тр. Петерб. бот. сада, 29, 1 : 102; Федоров, 1957, Фл. СССР, 24 : 433.

Чашечка 5-раздельная, без придатков. Венчик колокольчатый или ширококотрубчатый. Нити тычинок у основания расширенные. Завязь полунижняя, 3—5-гнездная. Коробочка раскрывается раздвиганием верхних частей створок (карпологический тип — створчато-разламывающийся). Травянистые стержнекорневые и клубнеобразующие поликарпики, иногда лиановидные.

В роде около 30 видов, распространенных от Восточной Азии до Тянь-Шаня в мезофильных лесных и луговых стациях. (Рис. 2, *2*).

Род *Cyananthus* Wall. 1830, Cat. n. 1473.

Чашечка трубчатая, вздутая, с 5 короткими долями, при основании с воздушной полостью, продолжающейся в цветоножку. Тычинки свободные, с

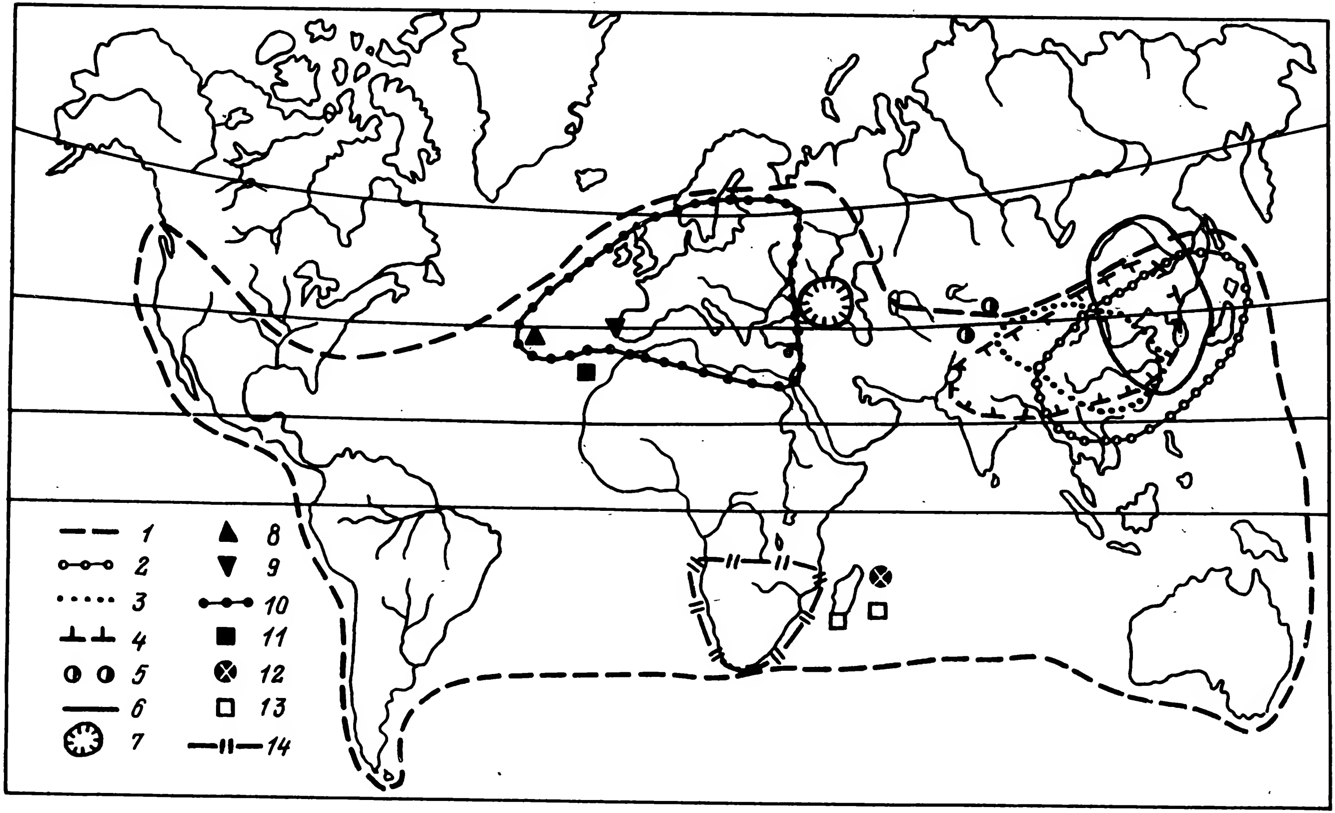


Рис. 2. Ареалы родов подсем. *Wahlenbergioideae*.

1 — *Wahlenbergioideae* в целом. Группа азиатских родов: *2* — *Codonopsis*; *3* — *Cyananthus*; *4* — *Leptocodon*; *5* — *Ostrowskia*; *6* — *Platycodon*. Группа кавказских родов: *7* — *Annaea, Gadellia, Muehlbergella, Pseudocampanula, Theodorovia*. Группа западноевразийских и макаронезийских родов: *8* — *Azorina*; *9* — *Echinocodonia*; *10* — *Jasione*; *11* — *Musschia*. Группа южноафриканских и мадагаскарских родов: *12* — *Berenice*; *13* — *Heterochaenia*; *14* — *Microcodon, Theilera*.

почти нитевидными нитями и крыловидно расширенными по краям пыльниками. Завязь верхняя, 3-гнездная. Коробочки раскрываются верхушками створок (карпологический тип — створчато-разламывающийся). Семена от эллиптических до веретеновидных. Травянистые многолетники.

В роде около 30 видов, распространенных в горах Восточной Азии не ниже 2500 м над ур. м. (Рис. 2, *3*).

Род *Heterochaenia* DC. 1839, Prodr., 7, 2 : 441.

Цветки желтые, с пурпуровыми пятнами. Коробочки раскрываются наверху тремя створками (карпологический тип — створчато-разламывающийся).

Монотипный род Маскаренских о-вов. (Рис. 2, *13*).

Род *Jasione* L. 1753, Sp. Pl.: 1317; Федоров, 1957, Фл. СССР, 24 : 444.

Чашечка 5-раздельная. Венчик почти до основания рассеченный, с линейно-ланцетными долями. Тычинки с тонкими нитями и пыльниками, сросшимися основаниями. Коробочки 2-гнездные, раскрываются утолщенными верхушками створок (карпологический тип — створчато-разламывающийся). Семена мелкие, блестящие.

В роде около 20 видов, распространенных в Европе и Северной Африке. (Рис. 2, *10*).

По почти до основания рассеченному венчику, 2-гнездной коробочке и головчатому соцветию с прицветниками род довольно сильно отличается от типичных валенбергиевых, но все же отнесение его к особой трибе *Jasioneae* Fed. не оправдано (Thulin, 1975).

Род *Jasionella* Stoj. et Steph. 1936, Jahrb. Univ. Sofia, 14, 2 : 100.

Монотипный род *Jasionella* очень близок к *Jasione* и, по-видимому, не заслуживает выделения. Отличается он в основном срастающимися пыльниками, иной формой листочка и покрывала. Многолетние травы, свойственные каменистым стациям высокогорий, от 1500 до 2700 м над ур. м.

Эндемик Болгарии.

Род *Leptocodon* Hook. f. et Thoms. 1858, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 2 : 17.

Завязь полунижняя, 3-гнездная. Диск по краю с 5 булавовидными железками. Семеносцы удлиненные, расположенные на осевой колонке в нижней трети. Коробочка раскрывается расходящимися наверху верхушками створок, суживающиеся концы которых остаются сросшимися с основанием столбика (карпологический тип — створчато-разламывающийся). Многолетние травы высокогорий.

Род монотипный, с ареалом от Гималаев до Юго-Западного Китая. (Рис. 2, *4*).

Род *Microcodon* DC. 1830, Monogr. Campan.: 127.

Цветки мелкие. Венчик трубчатый. Нити тычинок не расширенные. Завязь 5-гнездная. Род мало изучен карпологически, но отмечается, что коробочки его сходны с коробочками видов *Wahlenbergia*, а гнезда у них чередуются с долями чашечки. Семена мелкие.

Олиготипный род из 4 видов, свойственный только Южной Африке. (Рис. 2, *14*).

Род *Platycodon* DC. 1830, Monogr. Campan.: 125.

Цветки 5-членные. Доля чашечки без придатков. Тычинки с расширенными нитями. Завязь полунижняя. Коробочки раскрываются верхушками створок (карпологический тип — створчато-разламывающийся). Семена эллиптические. Многолетние травы с утолщенными корнями и супротивными листьями.

Монотипный род, распространенный в горах от Восточной Азии до Даурии. (Рис. 2, *6*).

Род *Theilera* Phillips, 1927, Bothalia, 2 : 368—369.

Род мало изучен карпологически. Отличается от *Wahlenbergia* длинной трубкой венчика. Коробочка такая же, как у *Wahlenbergia*.

Олиготипный род, состоящий из 2 видов, эндемичных для Южной Африки. (Рис. 2, *14*).

Род *Wahlenbergia* Schrad. ex. Roth, 1821. Nov. Pl. Sp.: 399. — *Lightfoòtia* L'Hér. 1789, Sertum Angl.: 4. — *Cephalostigma* DC. Monogr. Campan. 1830 : 56.

Цветки большей частью 5-членные. Чашечка остающаяся, без придатков. Венчик колокольчатый, часто колесовидный. Тычинок 5, они свободные. Завязь полунижняя, 2—5-гнездная. Коробочки раскрываются расходящимися верхушками створок (карпологический тип — створчато-раскрывающийся). Семена мелкие. Однолетние травы, реже полукустарники.

В роде почти 200 видов, распространенных в основном в южном полушарии.

Группа условно валенбергиевых

Триба *Annaeae* Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1575.

Растение жестко-опушенное, с коленчато-извилистыми стеблями, без розетки прикорневых листьев. Цветки в щитковидной кисти. Диск вогнутый, ворончатый (карпологический тип — дырчато-створчато-щелевой). Тип: *Annaea* Kolak.

Род *Annaea* Kolak. 1975, Сообщ. АН ГССР, 94, 1 : 162.

Род монотипный, эндемичный для литофитных стаций известняков Абхазии (ущелье Геги). (Рис. 2, *7*).

Триба *Azorineae* Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1575. Тип: *Azorina* Feer.

Род *Azorina* Feer, 1890. Bot. Jahrb. 12 : 611.

Чашечка с 5 острыми остающимися зубцами, без придатков между ними. Диск широкий. Венчик из широкого полусферического основания, трубчато-ворончатый, с 5 острыми долями, в выемках между которыми расположены мозолевидные железки. Коробочка безаксикорновая (карпологический тип — автономно-щелевой).

Род монотипный, эндемичный для Азорских о-вов. (Рис. 2, *8*).

Триба Echinocodonieae Kolak. nom. nov. — Trib. *Echinocodoneae* Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1575. Тип: *Echinocodonia* Kolak. (=*Echinocodon* Kolak.).

Род Echinocodonia Kolak. nom. nov. — *Echinocodon* Kolak. 1987, Сообщ. АН ГССР, 121, 2 : 385—388, non D. Y. Hong, 1984.

Чашечка резко ребристая, ребра, а также остающиеся зубцы чашечки жестко опушенные крупными одноклеточными щетинками, сидящими на многоклетных бугорках. Коробочки безаксикорновые (карпологический тип — поперечно-трещинный). Высокорослые травы.

Род монотипный, эндемичный для Пиренейского п-ова. (Рис. 2, *9*).

Триба *Gadellieae* Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1576. Тип: *Gadellia* Schulk.

Род *Gadellia* Schulk. 1979, Нов. сист. высш. раст. 16 : 177.

Чашечка с тонкими стенками, неветвистыми жилками. Зубцы чашечки крупные, остающиеся, железисто-зубчатые по краю. Венчик колокольчатый. Тычинки с почти нерасширенными нитями. Коробочки безаксикорновые (карпологический тип — автономно-поровый).

Род монотипный, эндемичный для Колхиды. (Рис. 2, *7*).

Триба *Muehlbergelleae* Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1575. Тип: *Muehlbergella* Feer.

Род *Muehlbergella* Feer, 1890, Bot. Jahrb. 12 : 616.

Зубцы чашечки с придатками между ними, опадающие вместе с тычинками, венчиком и диском. Коробочки раскрываются продольным разделением гнезд (карпологический тип — ложно-крышечный), створки коробочки с очень толстым килем и наружными стенками. Мелкие многолетние травы.

Род монотипный, эндемичный для литофитных стаций Дагестана. (Рис. 2, *7*).

Триба *Musschieae* Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1575. Тип: *Musschia* Dumort.

Род *Musschia* Dumort. 1822, Comm. Bot.: 28.

Цветки 5-членные. Венчик золотистый, с пурпуровыми точками. Зубцы чашечки без придатков между ними. Тычинки при основании с расширенными нитями. Коробочки безаксикорновые (карпологический тип — мелкотрещинный). Многолетние травы с прикорневой розеткой листьев.

Род олиготипный, состоящий из 2 видов, эндемичных для о-ва Мадейра. (Рис. 2, *11*).

Триба *Ostrowskieae* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 471, 381. Тип: *Ostrowskia* Regel.

Род *Ostrowskia* Regel, 1884, Тр. Петерб. бот. сада, 8, 3 : 686.

Цветки 7—8(5—9)-членные, крупные, на полой ножке, сливающейся с коробочкой. Чашечки с резко выдающимися толстыми жилками, с остающимися острыми зубцами, без придатков между ними. Коробочки безаксикорновые, с очень толстыми стенками, как и жилки, выполненные белой паренхимой (карпологический тип — крупнооконцевый). Многолетние травы с мутовчатыми листьями и клубневидными корнями.

Род монотипный, эндемичный для гор Средней Азии. (Рис. 2, *5*).

Триба Pseudocampanuleae Kolak. trib. nov. — Planta glaberrima. Caulis erectus, uniflorus. Folia inferiora in rosulam congesta. Discus planus. Typus carpologicus valvato-fissuralis. Typus: *Pseudocampanula* Kolak.

Растение голое. Стебли прямые, с прикорневой розеткой листьев, одноцветковые. Диск плоский. Карпологический тип — створчато-щелевой. Тип: *Pseudocampanula* Kolak.

Род *Pseudocampanula* Kolak. 1980, Сообщ. АН ГССР, 97, 2 : 414.

Монотипный эндемичный род для литофитных стаций известняков Колхиды. (Рис. 2, *7*).

Триба *Theodorovieae* Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1575. Тип: *Theodorovia* Kolak.

Род *Theodorovia* Kolak. 1980, Сообщ. АН ГССР, 98, 3 : 655.

Чашечка с 5 крупными зубцами и мелкими придатками между ними. Коробочки безаксикорновые, твердокапсульные, с 3 створками с толстой спинкой и килем, которые легко отделяются от осевой колонки и, будучи соединенными со столбиком, выпадают, оставляя 3 вильчато-разветвленные жилки (карпологический тип — столбиково-створчато-сростный). Многолетние травы с толстым каудексом; по Т. В. Шулькиной (1978), род относится к группе полудревесных растений.

Род монотипный, эндемичный для Южного Закавказья. (Рис. 2, *7*).

Подсем. 4. *Campanuloideae*; Schoenland, 1894 in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 5 : 48; Колаковский, 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1576. Тип: *Campanula* L.

Роды, не изученные карпологически и не включенные в трибы: *Diosphaera* (Boiss. et Orph.) Buser, *Feeria* Buser, *Hanabusaya* Nakai, *Heterocodon* Nutt., *Petromarula* Hedwig, *Petkovia* (Boiss.) Stefanov, *Physoplexis* (Endl.) Schur, *Tracheliopsis* (Buser) Damb., *Zeucandra* Davis.

Триба *Campanuleae*; Reichenb. 1828, Consp.: 194, sensu str.; Колаковский, 1987. Бот. журн. 72, 12 : 1576. Тип: *Campanula* L.

Род *Adenophora* Fisch. 1823, Mem. Soc. Nat. Moscou, 4 : 165.

Чашечка 5-раздельная, без придатков. Венчик колокольчатый или воронковидный. Тычинки свободные, с расширенными нитями. Диск с цилиндрическим или кольцевым нектарником, окружающим столбик. Завязь 3-гнездная. Коробочки аксикорновые; аксикорны мелкие, базальные (карпологический тип — аксикорново-щелевой). Семеносцы сердцевидные. Семена сплюснутые. Многолетние травы.

В роде до 50 в основном евразийских видов. (Рис. 3, *2*).

Род. *Astrocodon* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 471, 374.

Чашечка 5-раздельная, без придатков, с перисто-надрезанными зубцами. Венчик глубоко раздельный, со звездчато-распростертыми лопастями. Коробочки 3-гнездные (карпологический тип — аксикорново-щелевой). Растения без прикорневой розетки листьев.

Олиготипный род, состоящий из 2 видов, распространенных на Дальнем Востоке. (Рис. 3, *3*).

Род *Campanula* L. 1753, Sp. Pl.: 163.

Чашечка 5-зубчатая, с придатками между ними или без них. Венчик обычно колокольчатый, ворончатый, реже колесовидный, довольно глубоко раздельный. Тычинки свободные, с расширенными основаниями нитей, редко со сросшимися или склеенными пыльниками. Диск плоский, очень редко слегка возвышенный. Столбик с 3, реже с 5 рыльцами. Коробочка 3—5-гнездная, раскрывается внизу в развилке жилок (карпологический тип — аксикорно-щелевой); аксикорны апикальные, изменчивые по форме. Многолетние, обычно поликарпические травы, реже двулетники или однолетники.

В роде 285 видов, большинство из которых обитает (около 90%) в средиземногорной области, в ее западной евразийской части, примерно от Ирана, Анатолии и Кавказа до атлантического побережья южной Европы. Доминируют литофильные, преимущественно горные типы. (Рис. 3, *1*; *5*, *12*).

Род *Hemisphaera* Kolak. 1984, Охрана природы Грузии, 12 : 161.

Чашечка 5-зубчатая, с придатками. Венчик колокольчатый. Диск полусферический, сильно выпуклый, голый или опушенный, сильно разрастающийся

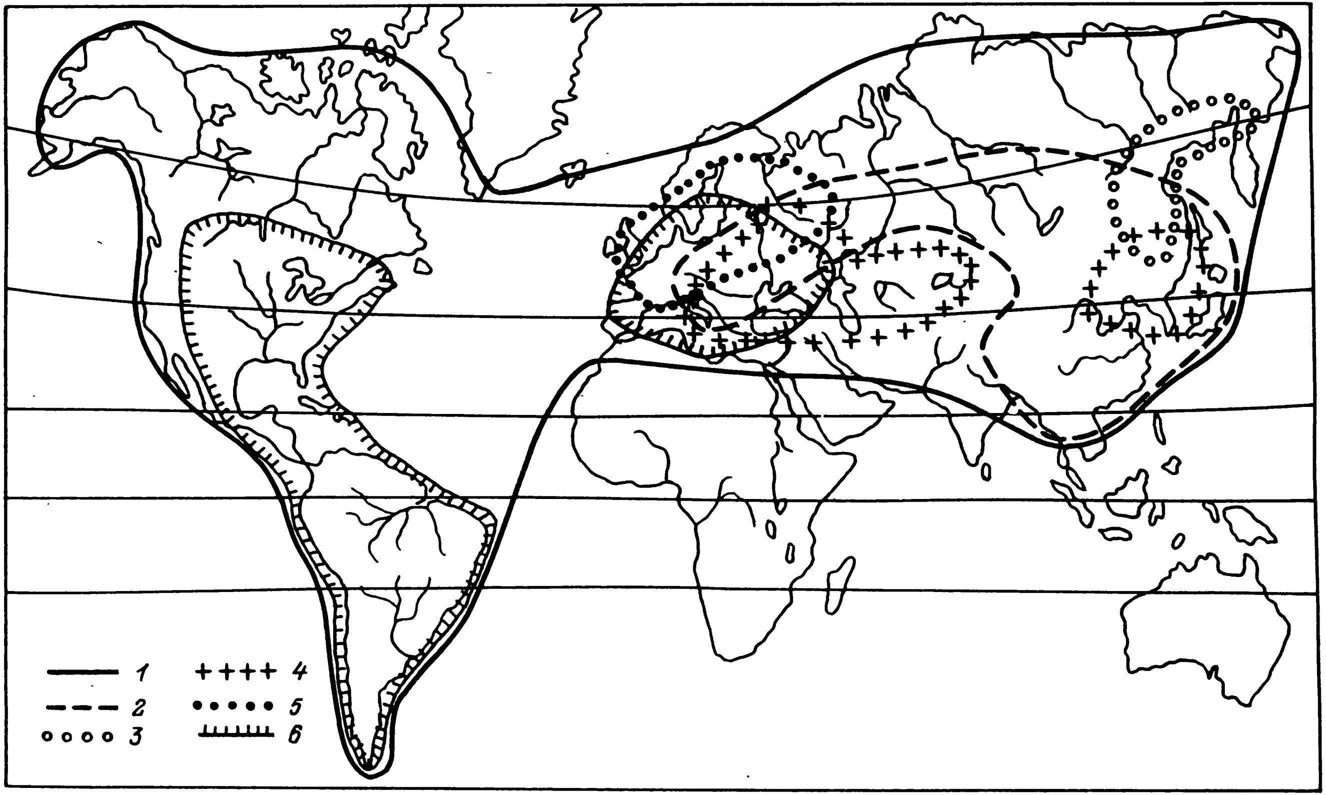


Рис. 3. Ареалы родов подсем. *Campanuloideae*. Широкоареальные роды.

1 — *Campanuloideae* в целом; почти то же *Campanula*, но не южнее 30° с. ш.; *2* — *Adenophora*; *3* — *Astrocodon*; *4* — *Asyneuma*; *5* — *Phyteuma*; *6* — *Legousia*.

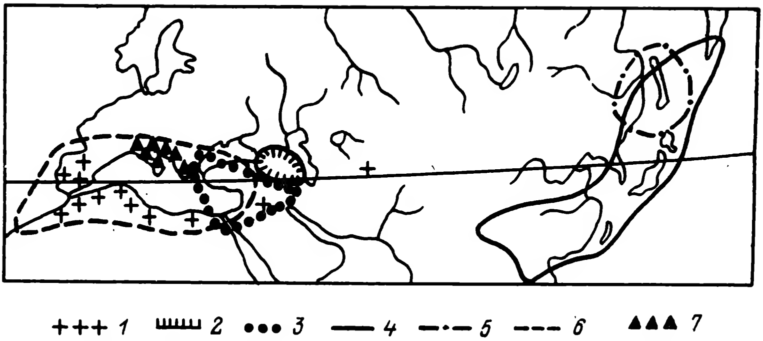


Рис. 4. Ареалы родов подсем. *Campanuloideae*. Моно- и олиготипные роды с более или менее широкими ареалами.

1 — Brachycodonia; 2 — Hemisphaera; 3 — Michauxia; 4 — Peracarpa; 5 — Popoviocodonia; 6 — Roucella, Trachelium; 7 — Edraianthus.

при плодах. Семена плоские, эллиптические, их размеры в среднем 1 × 2 мм. Коробочка аксикорново-щелевого карпологического типа. Растения многолетние, каудексовые, с розетками листьев и почти всегда одноцетковыми стрелками.

Род олиготипный, кавказский, литофильный, скально-лесной и альпийский. (Рис. 4, *2*).

Род *Megalocalyx* (Damboldt) Kolak. 1991, Колокольч. Кавк.: 125. — *Campanula* L. subgen. *Megalocalyx* Damboldt, 1978, El. Turk. 6 : 47.

Доли чашечки и придатки увеличиваются после цветения и превышают по длине трубку чашечки. Диск возвышенный, при плодах полусферический. Коробочки аксикорново-щелевого карпологического типа. Семеносцы на ножке, сердцевидные или эллиптические. Семена мелкие, плосковатые. Однолетние безрозеточные травы.

Олиготипный род ирано-анатолийских горных систем. (Рис. 5, *4*).

Род *Roucella* Dumort. 1822, Comm. Bot.: 14; Колаковский, 1991, Колокольч. Кавк.: 125 — *Campanula* L. subgen. *Roucella* (Dumort.) Damboldt, 1987, El. Turk.: 52. — *Campanula* L. subsect. *Annuae* (Boiss.) Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 189.

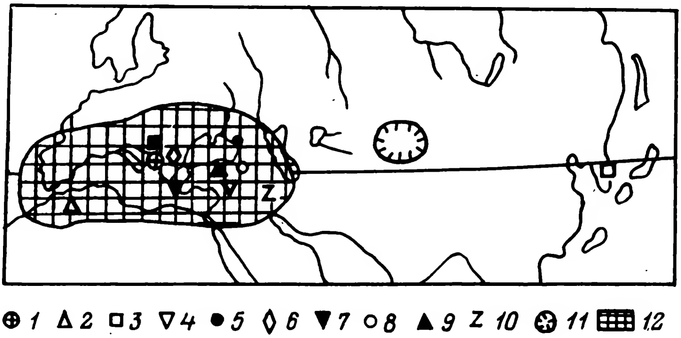


Рис. 5. Ареалы родов подсем. *Campanuloideae*. Моно- и олиготипные роды со стенотопными ареалами.

1 — Favratia, Physoplexis; 2 — Feeria; 3 — Hanabusaya; 4 — Megalocaly; 5 — Mzymtella; 6 — Petkovia; 7 — Petromarula, Symphyandra; 8 — Sachokiella; 9 — Sicyodon; 10 — Zeucandra; 11 — Cryptocodon, Cylindrocarpa, Hyssaria, Sergia; 12 — Campanula (участок с максимальным обилием эндемичных видов, около 90%).

Чашечка с остающимися зубцами, без придатков между ними. Тычинки со слабо расширенными голыми нитями. Диск очень широкий. Коробочки дисковидные, к основанию узкоклиновидные, открываются щелями при основании (карпологический тип — аксикорново-щелевой). Семена очень мелкие, бескрылые, блестящие. Однолетние безрозеточные травы с вильчато-ветвящимися стеблями.

Олиготипный ирано-анатолийский род с иррадиациями до Греции и Кавказа. (Рис. 4, *б*).

Род *Sicyodon* Feer, 1890, Bot. Jahrb. 12 : 614. — *Campanula* L. subgen. *Sicyodon* (Feer) Damboldt, 1987, Fl. Turk. 6 : 50.

Чашечка с остающимися зубцами, яйцевидными отклоненными придатками, полностью прикрывающими коробочку. Венчик ворончато-колесовидный, почти не рассеченный. Столбик далеко выставляется из венчика. Коробочка аксикорново-щелевого карпологического типа. Щетинисто опушенные однолетники.

Монотипный род: цветки приспособлены к опылению мухами. Произрастает на литофитных стациях от 630 до 1000 м над ур. м. Эндемик западной части Анатолии. (Рис. 5, *9*).

Род *Symphyandra* DC. 1830, Monogr. Campan.: 365; Колаковский, 1988, Сообщ. АН ГССР, 129 : 144.

Венчик колокольчатый, белый. Чашечка с узкими острыми зубцами, без придатков между ними. Пыльники сросшиеся в трубку. Диск ворончатый, грубосетчатый. Коробочки аксикорново-щелевого карпологического типа; аксикорны базальные, смещенные к стенке, мелкие. Многолетние травы с членистыми корневищами.

Монотипный род, эндемик о-ва Крит. (Рис. 5, *7*).

Род *Trachelium* L. 1753, Sp. Pl.: 171.

Цветки 5-членные, обычно в щитках. Чашечка мелкая, 5-зубчатая. Венчик трубчатый, узкий, не более 2 мм шир., с далеко выставляющимся столбиком. Тычинки свободные, с голыми нитями. Коробочка аксикорново-щелевого карпологического типа. Типичный хазмофит.

Род олиготипный, свойственный горным системам, окружающим Средиземное море. (Рис. 4, *б*).

Остается еще не изученным в карпологическом отношении сходный балкано-малоазийский, заходящий в Сирию род *Tracheliopsis* Buser (он рассматривается J. Damboldt (1987) в качестве особой секции рода *Campanula* — *Tracheliopsis* (Buser) Damboldt), состоящий из 5 близких видов, также типичных литофилов, произрастающих на высотах 760—2200 м над ур. м.

Триба *Edraiantheae* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 475, 442; Колаковский, 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1578. Тип: *Edraianthus* DC.

Род *Edraianthus* DC. 1839, Prodr. 7, 2 : 449. — Sect. *Edraiantha* DC. Monogr. Campan.: 129.

Цветки в головчатых соцветиях, окруженных жесткими прицветниками, препятствующими диссеминации с боковых стенок коробочки. Зубцы чашечки остающиеся, без придатков между ними. Коробочка цветоложе-разрывного карпологического типа, раскрывается путем разрыва тонкослойного диска отрывающимися от осевой колонки спаянными аксикорнами, активно в виде треножника двигающимися вверх по внутренней стенке коробочки. Многолетние травы.

В роде около 20 литофильных, в основном известняковых видов, свойственных динаридам и распространенных от Балкан до Италии. (Рис. 4, *7*).

Триба *Michauxieae* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 472, 383; Колаковский, 1987. Бот. журн. 72, 12 : 1577. Тип: *Michauxia* L'Hér.

Род *Michauxia* L'Hér. 1788, Dissert. Monogr. Lam. Ill. 2; DC. 1830, Monogr. Campan.: 211.

Цветки 8—10-раздельные. Зубцы чашечки с придатками между ними. Венчик с узкими раздельными лопастями. Коробочка с очень толстой осевой колонкой, в складках которой сидят аксикорны с 2-зубчатым носиком (карпологический тип — дырочный). Семеносцы 3-лопастные. Семена яйцевидные, гладкие, бескрылые. Монокарпические несуккулентные травы.

Олиготипный род, состоящий из 5 видов, с ареалом от северной части Аравийского п-ова до Южного Закавказья. (Рис. 4, *3*).

Триба *Mzymtelleae* Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1578. Тип: *Mzymtella* Kolak.

Род *Mzymtella* Kolak. 1981, Сообщ. АН ГССР, 103, 1 : 150.

Цветки в кистевидном соцветии, на ножках, с прицветниками, несущими в пазухах комочки недоразвитых цветков (редуцированная метелка). Трубка чашечки резко 3-гранная, с линейно-ланцетными, бороздчато-бугорчатыми зубцами, без придатков между ними. Коробочка с мешковидно-выпяченными стенками (карпологический тип — аксикорново-щелевой). Семена продолговатые, мелкие. Многолетние травы с прикорневой розеткой листьев.

Монотипный род, эндемик ущелья р. Мзымты в Колхиде. (Рис. 5, *5*).

Триба *Neocodoneae* Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1577. Тип: *Neocodon* Kolak. et Serd.

Род *Asyneuma* Griseb. et Schenk, 1852, Wiegm. Archiv, 1 : 335.

Чашечка 5-раздельная, с остающимися зубцами, без придатков. Венчик раздельный почти до основания, с узколинейными долями. Семеносцы довольно короткие. Семена не крылатые, блестящие. Коробочка клапанного карпологического типа. Многолетние поликарпические травы.

В роде около 30 видов, распространенных от Европы до Восточной Азии. (Рис. 3, *4*).

Род *Brachycodonia* Fed. 1961, Фл. Азерб. 8 : 164. — *Brachycodonia* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 341.

Цветки пазушные, почти сидячие. Венчик маленький, до 5 мм дл., скрытый в зубцах чашечки, между которыми нет придатков. Столбик наполовину короче венчика. Коробочка обратноконическая, открывается наверху 3 порами (карпологический тип — клапанный). Однолетники или двулетники с вильчато-ветвистыми стеблями, без розетки листьев.

Монотипный род, свойственный западноевразийской части средиземногорной флористической области, до 1300 м над ур. м. (Рис. 4, *1*).

Род *Cylindrocarpa* Regel, 1877, Тр. Петерб. бот. сада, 4 : 258.

Чашечка с узкоцилиндрической трубкой. Зубцы острые, длинные, остающиеся. Венчик с короткой трубкой, глубоко надрезанный. Тычинки с расширенными при основании нитями. Семеносцы длинные, линейные, доходящие до основания коробочки. Семена многочисленные, мелкие. Диск на коробочке очень узкий. Коробочка клапанного карпологического типа. Многолетние травы, свойственные литофитным стациям; каудекс утолщенный, несущий множество стеблей.

Монотипный род, эндемичный для Тянь-Шаня. (Рис. 5, *11*).

Род *Favratia* Feer, 1880, Bot. Jahrb. 12 : 609. — *Campanula zoisii* Wulfen, 1789, Jacq. Collect. Bot. 2 : 122; Fedorov, 1965, Fl. Europ., 4 : 78.

Цветки 5-членные. Венчик кувшинчатый, с мешковидными выростами между долями. Доли чашечки зубчатые, без придатков между ними. Нити тычинок слабо расширенные, голые. Столбик короче венчика, с шаровидным 3-лопастным рыльцем. Коробочка ребристая, клапанного карпологического типа.

Монотипный род, свойственный известняковым скалам юго-восточных Альп Европы. (Рис. 5, *1*).

Род *Legousia* Durand, 1782, Fl. Bourg. 2 : 26.

Цветки 5-членные. Чашечка обычно удлиненная, с остающимися зубцами. Венчик колесовидный или воронковидный. Семеносцы длинные, языковидные, доходящие до основания коробочки. Семена мелкие, шаровидные, блестящие. Коробочки клапанного карпологического типа, отличающиеся наличием узкого клиновидного плоского аксикорна, полностью срастающегося с оболочкой коробочки. Однолетние безрозеточные травы.

Олиготипный род с широким ареалом, заходящим в Южную Америку (секция *Americanae*). (Рис. 3, *6*).

Род *Neocodon* Kolak. et Serd. 1984, Зам. сист., геогр. раст. (Тбилиси), 40 : 27.

Чашечка удлиненная, с 10 обычно неветвистыми жилками. Зубцы чашечки остающиеся, без придатков между ними. Диск плоский. Семеносцы обычно удлиненные, языковидные. Семена мелкие, блестящие. Коробочка клапанного аксикорнового карпологического типа. Многолетние поликарпические травы.

В роде около 15 видов, распространенных преимущественно в средиземногорной области в пределах Старого Света.

Род *Popoviocodonia* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 470, 372.

Цветки 5-членные. Венчик глубоко рассеченный. Зубцы чашечки острые, отогнутые, без придатков между ними. Тычинки с расширенными, мелкоопушенными основаниями нитей. Коробочка аксикорново-клапанного типа. Многолетние безрозеточные, слабо ветвистые растения.

Род олиготипный, состоящий из 3 видов, литофильный, свойственный Дальнему Востоку. (Рис. 4, *5*).

Триба *Peracarpeae* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 471, 379; Колаковский, 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1574. Тип: *Peracarpa* Hook. f. et Thoms.

Род *Peracarpa* Hook. f. et Thoms. 1858, Journ. Linn. Soc. London (Bot.); Benth. et Hook. f. 1876, Gen. Pl. 2 : 558.

Цветки 5-мерные, на длинных цветоножках, свисающие. Венчик глубоко лопастной. Чашечка остающаяся, без придатков между зубцами. Коробочка тонко перепончатая, прозрачная (карпологический тип — аксикорново-щелевой); аксикорны очень тонкие. Семена к обоим концам суженные, гладкие. Нежные многолетние травы.

Олиготипный род, состоящий из 2 видов, с дизъюнктивным ареалом в пределах от Камчатки до Китая и Гималаев. (Рис. 4, *4*).

Триба *Phyteumatae* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 472, 387; Колаковский, 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1577. Тип: *Phyteuma* L.

К трибе, вероятно, относится также род *Petromarula* Hedw. f., еще не изученный карпологически. Эндемик Греции.

Род *Phyteuma* L. 1753, Sp. Pl.: 170.

Венчик 5-мерный, рассеченный почти до основания, с долями, свободными или соединенными своими верхушками. Диск узкий, вогнутый. Коробочка 2—3-гнездная, двусторонне симметричная, с тонкими прозрачными стенками (карпологический тип — аксикорново-щелевой). Семена яйцевидные. Многолетние травы.

Олиготипный род, распространенный в европейской части средиземногорной области (Рис. 3, *5*).

Триба *Sachokielleae* Kolak. 1987, Бот. журн. 72, 12 : 1578. Тип: *Sachokiella* Kolak.

Род *Sachokiella* Kolak. 1985, Сообщ. АН ГССР, 118, 3 : 595.

Зубцы чашечки крупные, остающиеся, без придатков между ними, но при основании ушковидно утолщенные, по краю щетинистые. Венчик трубчатый. Тычиночные нити расширенные, голые. Диск очень узкий, возвышенный, вместе с расширенной верхушкой осевой колонки твердеющий, лигнизированный. Коробочка тонкостенная, с 5 тонкими жилками, 3-гнездная (карпологический тип — лепестковидно раскрывающийся). Семена крупно-бугорчатые, выгрызенно-зубчатые по краю, по 10 в каждом гнезде.

Монотипный род, эндемичный для литофитных стаций горных систем Северной Анатолии и Южного Закавказья. (Рис. 5, *8*).

Триба *Sergieae* Kolak. 1957, Бот. журн. 72, 12 : 1577. Тип: *Sergia* Fed.

Род *Cryptocodon* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 474, 422.

Цветки в головчатых соцветиях, окруженных оберткой из верхушечных листьев. Зубцы чашечки крупные, остающиеся, с небольшими ушковидными выростами между ними. Коробочки 3-гранные, асимметричные, с более широкой спинкой, прилегающей к оси соцветия (карпологический тип — аксикорново-дырочный). Многолетние поликарпические травы с утолщенным каудексом, свойственные литофитным стациям.

Монотипный род, свойственный высокогорьям Средней Азии. (Рис. 5, *11*).

Род *Hyssaria* Kolak. 1981, Сообщ. АН ГССР, 103, 1 : 151.

Цветки по нескольку или одиночные на верхушке стебля. Чашечка с длинными остающимися зубцами, без придатков между ними. Коробочка глубоко бороздчатая, сильно суженная наверху, с узким углубленным диском; аксикорны апикальные, основаниями облегающие диск, с нерасширенным носиком, неправильно разрывающие стенки коробочки около середины (карпологический тип — дырчатый). Семена удлиненные, серповидно изогнутые, с шаровидной головкой в месте прикрепления к плаценте. Многолетние поликарпические травы, каудексы ветвистые, с остатками черешков старых листьев.

Монотипный род, эндемичный для литофитных стаций известняковых гор Памиро-Алая и Тянь-Шаня. (Рис. 5, *11*).

Род *Sergia* Fed. 1957, Фл. СССР, 24 : 474, 420.

Каудексы утолщенные, бугорчатые, несущие несколько стеблей. Цветки в метельчатом соцветии. Чашечка с остающимися зубцами, без придатков между ними. Коробочка ребристая, с узким углубленным диском; аксикорны апикальные (карпологический тип — аксикорново-дырочный). Семена шаровидные, гладкие, блестящие, мелкие. Поликарпические травы.

Олиготипный род, состоящий из 2 видов, эндемичный для Средней Азии. (Рис. 5, *11*).

Распространение эндемичных родов

Географический тип	Эндемичные роды	Число	%
Восточноазиатский	*Astrocodon, Codonopsis, Hanabusaya, Leptocodon, Peracarpa, Platycodon, Popoviocodonia*	7	15.2
Среднеазиатский горный	*Cryprocodon, Cylindrocarpa, Hyssaria, Ostrowskia, Sergia*	5	10.8
Западноевразийско-средиземногорный	*Brachycodonia, Echinocodonia, Edraianthus, Favratia, Feeria, Jasiona, Jasionella, Megalocalyx, Michauxia, Petkovia, Petromarula, Physoplexis, Phyteuma, Roucella, Sicyodon, Symphyandra, Trachelium, Tracheliopsis, Zeucandra*	18	39
Кавказский	*Annaea, Gadellia, Hemisphaera, Muehlbergella, Mzymtella, Pseudocampanula, Sachokiella, Theodorovia*	8	19
Макаронезийский	*Canarina, Musschia, Azorina*	3	6
Южноафриканский	*Craterocapsa, Namacodon, Prismatocarpus, Roella, Treichelia*	5	10

Анализ географического распространения эндемичных родов семейства *Campanulaceae*, отмеченных на рис. 1—5, позволяет установить 6 регионов концентрации эндемичных родов (см. таблицу).

Если всю евразийскую часть средиземногорной области разделить на две — восточную до Кавказа и западную — от Кавказа до Атлантики, включая Макаронезию, мы получим следующие показатели по родовому эндемизму: в восточной евразийской части средиземногорной области — 12 родов, или 26%; в западной — 29 родов, или 63%. В южноафриканской (капской) области отмечено всего 10% только учтенных нами эндемичных родов. Таким образом, самым крупным центром концентрации эндемичных родов семейства, причем относящихся к группе архаичных, различных резко морфологически, является западная часть евразийского средиземногорья, где род *Campanula* также почти на 90% представлен эндемичными видами (рис. 5). Это общее богатство региона колокольчиковыми установлено в общих чертах ранее Т. В. Шулькиной (1978). Интересно отметить, что Восточная Азия во много раз беднее западноевразийско-средиземногорной по древним и резко карпологически различным родам — архаидам. Эти роды отличаются мало или почти вовсе не установленными родственными связями с другими родами колокольчиковых, таких как, например, *Canarina*, *Echinocodonia*, *Musschia*. Следует также отметить 6 кавказских родов из этого же подсемейства, относящихся к группе нетипичных, условно валенбергиевых. Но вместе с тем в Восточной Азии представлены в основном роды, очень сходные по карпологии с родом *Wahlenbergia* и, по-видимому, относящиеся к типам, более древним, к группе крупноплодных и типичных валенбергиевых (*Platycodon*, *Codonopsis* и др.).

На основании более детального изучения карпологии и географии родов колокольчиковых, в особенности из подсемейства валенбергиевых, подтверждается то положение, что основной ареной их эволюции явилась евразийская часть средиземногорной области.

Все это соответствует общему флористическому богатству горных стран северного полушария, что неоднократно отмечалось ранее (Вульф, 1944; Комаров, 1945; Микешин, 1972; Тахтаджян, 1978). В числовых же показателях эндемизм флоры средиземногорной области выражается следующим образом: семейств — 27, родов — около 900, видов — до 15 000 (Колаковский, 1991).

Н. И. Вавилов (1987) ярко и коротко выразил эту закономерность следующими словами: «Горные районы ... являются хранителями эндемичных древних видов и родов». Все выделенные им основные центры происхождения культурных растений, представленные на карте «Мировые очаги культурных растений» (во всяком случае в пределах Евразии), почти в точности вписываются в общий контур средиземногорной флористической области. Частичным подтверждением данной общеглобальной закономерности, свойственной горным флорам, — необычайного флористического богатства вообще и богатства эндемиками в частности — являются результаты наших карпологических исследований родов колокольчиковых Старого Света.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вавилов Н. И. Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. 440 с. — *Вульф Е. В.* Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 545 с. — *Колаковский А. А.* Карпология колокольчиковых (*Campanulaceae*) и вопросы таксономии // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1155—1166. — *Колаковский А. А.* Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1991. 176 с. — *Комаров В. Л.* Меридиональная зональность организмов // Избранные сочинения. М.: Изд-во АН СССР. 1945. Т. 1. С. 64. — *Микешин Г. В.* Интродукционные фонды Юго-Восточной Азии. М.: Наука, 1972. С. 15—187. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области земли. Л.: Наука, 1978. 248 с. — *Шулькина Т. В.* Жизненные формы в семействе *Campanulaceae* // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 2. С. 153—169. — *Damboldt J.* *Campanulaceae* // Flora Turkey. 1987. Vol. 6. P. 1—69. — *Kugler H.* Blütenökologie. 1970. 345 p. — *Thulin M.* *Gunillaea* and *Namacodon*, two new genera of *Campanulaceae* in Africa // Bot. Notiser. 1974. Vol. 127. P. 165—182. — *Thulin M.* The genus *Wahlenbergis* s. lat. (*Campanulaceae*) in tropical Africa and Madagascar // Symb. Bot. Upsal. 1975. Bd 21. H. 1. S. 1—223.

Сухумский ботанический сад

Получено 27 II 1992

SUMMARY

A conspectus of the system of the Old World *Campanulaceae* based on the carpological study of the genera is presented. New tribe diagnoses and area maps for genera are given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.343)
© 1994

Н. В. Абрамов

О НОВЫХ И РЕДКИХ ВИДАХ МАРИЙСКОЙ ФЛОРЫ

N. V. ABRAMOV. ON THE NEW AND RARE SPECIES OF THE MARI FLORA

Приведены местонахождения 3 редких и 20 новых для флоры Республики Марий-Эл видов.

В ходе обработки материалов по инвентаризации флоры Республики Марий-Эл (Абрамов, 1989а, б; Абрамов, Папченков, 1990, 1992, и др.) обнаружен ряд редких и новых видов, которые приведены далее. За исключением видов рода *Pilosella* Hill, образцы которых отправлены в Гербарий БИН РАН, все гербарные материалы хранятся в Гербарии Марийского университета (г. Йошкар-Ола).

Новые виды

Alisma lanceolata With.[1] Звениговский р-н, д. Кокшамары, край болота, 1 VII 1978, С. Баязитова, Л. Соловьева. Редкий вид для марийской флоры, приводится впервые. Указан для юга соседнего Татарстана (Определитель ..., 1979).

Anemonoides nemorosa (L.) Holub. Параньгинский р-н, близ д. Ильпанур, ельник в 2 км к северу от нее, 8 V 1993, Г. Богданов.

Atriplex prostrata Boucher (*A. hastata* sensu Iljin). Г. Йошкар-Ола, берег р. Малая Кокшага, 23 VII 1983, Н. Абрамов; д. Тат-Кушна Моркинского р-на, 27 VII 1992, Н. Алексеева. Сорный однолетник. Известен в соседнем Татарстане (Определитель ..., 1979).

Erucastrum gallicum (Willd.) O. E. Schulz. Г. Йошкар-Ола, берег р. Малая Кокшага, 25 VII 1992, Н. Абрамов. Для Волжско-Камского района во «Флоре европейской части СССР» (Котов, 1979) не указан. Как заносный сорный вид указан для Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988).

Lathyrus tuberosus L. Горномарийский р-н (левобережная часть), близ с. Арды, опушка леса. Для Волжско-Камского района этот вид (Чефранова, 1987) не указан.

Pilosella calodon (Tausch ex Peter) Soják. Волжский, Звениговский, Куженерский, Новоторъяльский, Сернурский и Советский районы, сухие луга, сосновые леса, их опушки, сборы 1966—1990 гг. Указан для соседнего Татарстана (Папченков, Шпак, 1992).

P. × *densiflora* (Tausch) Soják. Медведевский р-н, бывший Марийский заповедник, кв. 99, в. 1; пойменный луг на р. Илеть (кв. 86 Керебелякского лесничества Государственного природного парка (ГПП) «Марий Чодыра»), 5 VII 1990, Н. Абрамов. Для Волжско-Камского района не указан.

---

[1] Названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1981), в роде *Pilosella* Hill — по Р. Н. Шлякову (1989).

P. × *dubia* (L.) Fries. Килемарский р-н, пустыри в деревнях Кукшары, Нальмучаш, пос. Килемары, VI 1986, VII 1989, С. Бурмистрова.

P. × *flagellaris* (Willd.) Arv.-Touv. Близ ст. Куяр Горьковской ж. д., левобережье р. Чернушки, березняк травяной, 18 VII 1985, Н. Абрамов. Для Волжско-Камского района не указан.

P. × *lactucella* (Wallr.) P. D. Sell et C. West. Звениговский р-н, ГПП «Марий Чодыра», просека между кв. 73 и кв. 74 Лушмарского лесничества, 1 VIII 1989, Н. Абрамов. Для Волжско-Камского района указывается впервые.

P. × *rothiana* (Wallr.) F. Schultz et Sch. Bip. Этот гибрид как *Hieracium echioides* Waldst. et Kit. × *H. pilosella* L. более 95 лет назад был собран в сосняке (на песчаной почве) близ Студеного Ключа (Медведевский р-н) (Korshinsky, 1898). Спустя 90 лет (в 1988—1990 гг.) мною собран в Волжском, Звениговском, Параньгинском районах на сухих склонах, опушках, полянах в сосняках и березняках. Для Волжско-Камского района не указан.

P. × *suecica* (Fries) F. Schultz et Sch. Bip. Звениговский р-н, луг по берегам р. Арабайка (кв. 54 Керебелякского лесничества ГПП «Марий Чодыра», 4 VII 1990, Н. Абрамов. В Волжско-Камском районе указывается (Шляков, 1989) только для Горьковской обл.

P. × *vaillantii* (Tausch) Soják. Звениговский и Медведевский районы, сухие склоны, луга, VI 1983, VII 1990, Н. Абрамов. Обычен. Хотя ареал этого вида охватывает и Волжско-Камский район, для исследуемой флоры указывается впервые.

P. × *ziziana* (Tausch) F. Schultz et Sch. Bip. Волжский, Звениговский, Куженерский и Новоторъяльский районы, сухие сосновые леса, опушки, луга, VI—VII. Обычен. Для Волжско-Камского района указывается впервые.

Указанные вид и гибриды *Pilosella* Hill выявлены на основании недавно вышедшей обработки Р. Н. Шлякова во «Флоре европейской части СССР», т. 8 (1989). До сих пор для исследуемой флоры были известны следующие виды и гибриды (приводим в хронологическом порядке их опубликования): *Pilosella officinarum* F. Schultz et Sch. Bip. (*Hieracium pilosella* L.) (Крылов, 1882); *P. caespitosa* (Dumort) P. D. Sell et C. West (*H. caespitosum* Dumort, *H. pratense* Tausch) (Буш, 1891); *P. cymosa* (L.) F. Schultz et Sch. Bip. (*H. cymosum* L.) (Korshinsky, 1898); *P.* aggr. *echioides* (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. (*H. echioides* Lumn.) (Замараева, 1929); *P. bauhinii* (Bess.) Arv.-Touv. (*H. bauhinii* Bess.), *P.* × *collina* (Gochn.) Soják (*H.* × *fallax* Willd.) (Васильева, Абрамов, 1981); *P.* × *glomerata* (Froel.) Fries (*H. ambiguum* Ehrh.), *P. magnauricula* (Naeg. et Peter) Dostál (*H. magnauricula* Naeg. et Peter), *P. obscura* (Reichenb.) Soják (*H. obscurum* Reichenb.), *P. onegense* Norrl. (*H. onegense* Norrl.) (Абрамов, 1989б); *P.* × *auriculoides* (Lang.) F. Schultz (*H. echiogenes* (Naeg. et Peter) Juxip), *P.* × *bifurca* (Bieb.) F. Schultz (*H.* × × *bifurcum* Bieb.), *P.* × *crassiseta* (Peter) Schljak. (*H.* × *crassisetum* Peter), *P. glaucescens* (Bess.) Soják (*H. glaucescens* Bess.), *P.* × *polymastix* (Peter) Holub (*H.* × *polymastix* Peter), *P. praealta* (Vill. ex Godhat.) F. Schultz et Sch. Bip. (Папченков, 1990); *P.* × *floribunda* (Wimm. et Grab.), *P. mollisera* (Naeg. et Peter) Schljak. (*H. mollisetum* (Naeg. et Peter) Dahlst.) (Папченков, Шпак, 1992).

Polygonatum latifolium Desf. Горномарийский р-н, Ардинский участок, лес близ д. Котенова (юг Ветлужско-Юшутского природного района, по: Абрамов, 1989б), VI 1991, Н. Абрамов. Достоверность определения подтверждена Н. Н. Цвелевым (личное сообщение, III 1992). Во «Флоре европейской части СССР» (Цвелев, 1979) этот вид для Волжско-Камского района не указан, хотя во «Флоре СССР» (Кнорринг, 1935) такое указание имеется.

Populus candicans Ait. Г. Волжск, 27 VIII 1988, Н. Тарасова. В культуре.

Rubus chamaemorus L. Медведевский р-н, сплавина по берегу оз. Кошеер, на левобережье р. Большая Кокшага, VI 1991, Г. Богданов. Одно из самых южных местонахождений этого вида в европейской части России.

Sambucus nigra L. Г. Волжск, берег р. Волги. По-видимому, одичавшее растение.

Verbascum densiflorum Bertol. Единственное пока местонахождение — Волжский р-н, Яльчинское лесничество ГПП «Марий Чодыра», лес на берегу оз. Ширлан, 17 VII 1988, В. Папченков.

Vicia biennis L. Килемарский р-н (Ветлужско-Юшутский природный район, по: Абрамов, 1989б), близ д. Ершово, поляна, 28 VIII 1985, В. Воробьева. Для Волжско-Камского района указывается впервые. Ближайшие местонахождения — на юго-востоке Верхне-Волжского района (Цвелев, 1987), где этот вид нуждается в охране (Определитель ..., 1986).

Редкие виды

Dactylorhiza traunsteineri (Saut.) Soó. Этот редкий для марийской флоры вид впервые собран Л. Н. Васильевой в 1930 г. на моховых болотах в Килемарском (кв. 102 Кундышского лесничества) и Юринском (кв. 40 Юринской дачи) районах. Спустя 60 лет найден на сфагновой сплавине на северном берегу оз. Большой Тотъер (кв. 35 Керебелякского лесничества ГПП «Марий Чодыра»), 11 VII 1990, Н. Абрамов.

Rosa canina L. s. l. (опушенная форма). Близ ст. Пемба Горьковской ж. д., лес на берегу р. Малая Кокшага, VII 1990, В. Поляков (определение И. О. Бузуновой, БИН РАН). Это единственное известное пока местонахождение вида в республике. Мое прежнее указание о широком его распространении в этом районе (Абрамов, 1989б) ошибочно, основано на сборах одичавших растений (из культуры).

Spergula maxima Weihe. В отличие от широко распространенного вида *S. sativa* Boenn. собран лишь в трех пунктах: Моркинский р-н, посевы льна в долине р. Шалевуд, 19 VI 1932, Л. Васильева; поле близ г. Йошкар-Ола, VI 1984, Н. Абрамов; Горномарийский р-н, заброшенное поле близ с. Пертнур, 10 VII 1984, Р. Скворцова. Единственное местонахождение указано для Татарстана (Определитель ..., 1979).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. Дополнение к флоре Марийской АССР // Бот. журн. 1989а. Т. 74. № 9. С. 1357—1363. — *Абрамов Н. В.* Сосудистые растения флоры Марийской АССР. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1989б. 147 с. — *Абрамов Н. В.*, *Папченков В. Г.* Новые и редкие виды растений для Среднего Поволжья и Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 270—271. — *Абрамов Н. В.*, *Папченков В. Г.* О новых и редких видах флоры Марийской АССР // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 99—102. — *Буш Н. А.* Ботанико-географические исследования в нагорной части Козмодемьянского уезда Казанской губернии // Тр. О-ва естествоисп. при Казанск. ун-те. Казань, 1891. Т. 23. Вып. 2. С. 3—38. — *Васильева Л. Н.*, *Абрамов Н. В.* Материалы к флоре Марийской АССР // Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1981. С. 22—44. — *Замараева М. И.* Список сосудистых растений Мариобласти // Тр. О-ва естествоисп. при Казанск. ун-те. Казань, 1929. Вып. 6. С. 1—44. — *Кнорринг О. Э.* Род Купена — *Polygonatum* (Tourn.) Adans. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 456—467. — *Котов М. И.* *Brassicaceae* Burnett (*Cruciferae*) — Крестоцветные // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 30—150. — *Крылов П. Н.* Предварительный отчет о ботанико-географических исследованиях Казанской губернии в 1881 г. // Приложения к Протоколу заседания О-ва естествоисп. при Казанск. ун-те. Казань, 1882. Т. 61. С. 1—2. — *Определитель* растений Мещеры. Ч. 1 / Под ред. В. Н. Тихомирова. М.: Изд-во МГУ, 1986. 240 с. — *Определитель* растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1979. 372 с. — *Папченков В. Г.* О флористических находках в Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1773—1778. — *Папченков В. Г.*, *Шпак Т. Л.* Флористические находки на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 84—94. — *Туганаев В. В.*, *Пузырев А. Н.* Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Уральск. гос. ун-та, 1988. 128 с. — *Цвелев Н. Н.* Горошек, вика — *Vicia* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 6. С. 127—147. — *Цвелев Н. Н.* Купена — *Polygonatum* Mill. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 258—260. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чефранова З. В.* Чина — *Lathyrus* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 6. С. 147—170. — *Шляков Р. Н.* Ястребиночка — *Pilosella* Hill // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. Т. 8. С. 300—377. — *Korshinsky S.* Tentamen florae Rossiae orientalis. Petropoli, 1898. 566 p.

Марийский государственный университет
Йошкар-Ола

Получено 19 IV 1993

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92:581.5 (47+57)
© 1994

ВАЛЕНТИН ДАНИЛОВИЧ ЛОПАТИН

(к 85-летию со дня рождения)

N. F. YUDINA, G. A. ELINA. VALENTIN DANILOVICH LOPATIN (TO THE 85-th ANNIVERSARY OF HIS BIRTH)

10 августа 1993 г. исполнилось 85 лет доктору биологических наук, заслуженному деятелю науки КАССР Валентину Даниловичу Лопатину — известному геоботанику России.

В. Д. Лопатин родился в д. Лопатиха Нолинского р-на Кировской обл. (бывш. Вятской губ.) в крестьянской семье. В 1917 г. поступил в церковно-приходскую школу, сразу во второй класс. В 1918 г. семья переехала в Петроград, где В. Д. Лопатин начал учиться в единой трудовой школе-девятилетке и закончил ее за 6 лет. В 1924 г. он поступил в Географический институт, который в 1925 г. вошел в состав Ленинградского университета. Большое влияние на становление В. Д. как специалиста оказали такие ученые, как Н. И. Кузнецов, В. Н. Сукачев, Л. С. Берг, Ю. Ю. Цинзерлинг, С. П. Кравков, Е. А. Галкина и др.

Свою трудовую деятельность В. Д. начал еще студентом: был помощником производителя работ Карело-Мурманской экспедиции Главного ботанического сада (в дальнейшем БИН). После окончания университета в 1931 г. он работал в должности геоботаника в Ленинградском отделении Всесоюзного научно-исследовательского института торфяной промышленности. В эти годы В. Д. обследовал ряд болот Ленинградской обл., Кольского п-ова и Карелии.

В 1932 г. Валентин Данилович поступил в аспирантуру при ЛГУ, руководителем его научной работы был А. П. Шенников. С 1934 г. В. Д. работал ассистентом Саблинской научно-учебной станции факультета ЛГУ, а с 1938 г. — еще и ассистентом кафедры ботанической географии. В 1937 г.

В. Д. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Тесовский болотный массив. Геоботанический очерк». В диссертации впервые были предложены и обоснованы политипная классификация растительности и фациальная структура болот; разработан метод определения промышленных свойств торфяника путем установления связи комплексов растительности со строением торфяной залежи. В теоретическом отношении очень важным явилось обоснование предложенного метода путем детального и массового анализа растительных ассоциаций на болоте.

После защиты диссертации В. Д. обследовал ряд болот северо-запада, в том числе находящихся на территории будущего Рыбинского водохранилища, с целью определения возможностей всплывания торфа. Продолжал стационарное изучение Гладкого болота в Ленинградской обл., материалы о котором он намеревался использовать для докторской диссертации. Но началась Великая Отечественная война. В 1942 г. после окончания Военного пехотного училища В. Д. воевал на Воронежском фронте, где был ранен. В конце 1943 г. после длительного лечения он возвратился в ЛГУ и продолжил работу в должности ассистента на кафедре ботанической географии, а с 1946 г. — в должности доцента той же кафедры. В эти годы он читал курсы по растительности СССР, ботанической географии, фитоценологии, болотоведению, луговедению, методике ботанико-географических (геоботанических) исследований и др.

С 1956 по 1958 г. В. Д. заведовал лабораторией Сахалинского комплекса НИИ СО АН СССР. В 1958 г. по конкурсу он был принят в Институт биологии Карельского филиала АН СССР, где заведовал лабораторией геоботаники. В 1972 г. по совокупности опубликованных работ на тему «Закономерности развития лугов и болот и их связи с режимом влажности почвы» В. Д. Лопатину была присуждена ученая степень доктора биологических наук. С 1974 по 1987 г. В. Д. — консультант лаборатории болотоведения Института биологии Карельского филиала АН СССР. В настоящее время В. Д. на заслуженном отдыхе, тем не менее он часто бывает в институте, пишет научные статьи, дает консультации по вопросам общей геоботаники, болотоведения, луговедения, гидрологии.

На первом этапе своей работы В. Д. успешно совмещал педагогическую и научную деятельность. Он теоретически обосновал разделение торфяной залежи естественных болот на деятельный и инертный гидрологические горизонты, опубликовал работы по экологии и опытам введения в культуру интродуцированного из Северной Америки зернового и кормового злака цицании водяной (*Zizania aquatica* L.). Тогда же В. Д. опубликовал ряд монографических описаний болот Северо-Запада СССР, писал о причинах безлесия болот, о неприемлемости понятия «избыточное увлажнение и переувлажнение» при анализе экологических условий в природе. С целью выявления экологического и фитоценотического оптимумов В. Д. впервые поставил опыты по пересадке сфагновых дернин тех или иных видов в не свойственные им экологические условия. В своей научной деятельности В. Д. всегда стремился найти нетрадиционные подходы к изучению природных объектов. В частности, им был сделан физико-географический анализ крупносельгового ландшафта в Карелии, результаты этой работы были высоко оценены ландшафтоведами. В 1954 г. В. Д. был награжден дипломом лауреата премии ЛГУ первой степени. Развивая учение Л. Г. Раменского о фитоценотипах, В. Д. наполнил это учение новым содержанием, установив взаимосвязь между ценотипами растений-эдификаторов и их географическими, экологическими и экоценотическими ареалами. Он выделил новый ценотип — псевдовиоленты; высказал оригинальные мысли относительно объема ассоциации и фитоценоза; предложил новые принципы классификации видов торфа и экологические основы типов торфа; установил общие закономерности возникновения, развития и распространения микрокомплексности растительного покрова.

В Петрозаводске В. Д. активно включился в изучение лугов. Под его руководством и при его непосредственном участии были организованы широкие биогеоценологические исследования на Вороновском луговом стационаре в Кондопожском р-не Карелии, где на девяти основных типах естественных лугов велись наблюдения за растительностью, почвой, микроорганизмами и беспозвоночными животными в естественных условиях и под влиянием минеральных удобрений. В результате многолетних исследований были установлены корреляционные взаимосвязи между различными количественными показателями биогеоценозов, изучена разногодичная динамика растительного покрова.

Широкий кругозор и большая научная эрудиция В. Д. позволили ему работать в самых различных направлениях геоботаники. Под руководством В. Д. проводились работы по изучению прибрежно-водной растительности Карелии как кормовой базы для разведения уток, по рациональному использованию культурных пастбищ и др. При участии В. Д. составлена карта растительности болот Карелии, получившая высокую оценку специалистов.

Ряд работ В. Д. Лопатина посвящен вопросам водного режима почв и его влияния на растительность. На основе применения разработанной им классификации типов режимов увлажнения почвы обоснованы инверсии растительных поясов в горах и микропоясное распределение растительности на карельских сельгах. В. Д. выдвинул интересную идею о кислородной мелиорации обводненных почв без удаления воды. Высокую жизнедеятельность растений можно обеспечить при постоянном снабжении их водой без ограничения, поэтому В. Д. предложил принудительное введения кислорода в обводненные почвы.

В. Д. Лопатин одним из первых в геоботанике использовал математические методы для обработки данных. Он предложил оригинальную формулу для определения коэффициента сходства сообществ, разработал метод разногодичных посевов. С их помощью установлены закономерности формирования луговых ценозов в процессе сингенеза, обоснована возможность создания и хозяйственной эксплуатации сеяных лугов постоянного пользования. В предложенном В. Д. методе экоценотических координат даны графическое представление о динамике растительности и направление ее смен. Этот метод позволяет прогнозировать и экстраполировать изученные свойства ценозов на другие сообщества данного типа растительности. В. Д. Лопатиным совместно с В. А. Зайковой составлена справочная таблица, где показана эффективность внесения минеральных удобрений на любой тип луга Карелии.

Много сил и времени отдает Валентин Данилович редактированию монографий, сборников, научных статей. Под его редакцией вышли 24 книги, в том числе 7 — в издательстве «Наука».

В. Д. Лопатин всегда уделял большое внимание подготовке научных кадров: под его руководством подготовили и защитили кандидатские диссертации 8 человек. В. Д. прививает молодежи любовь к избранной специальности, развивает творческую мысль и поддерживает инициативу, помогает правильному формированию научного мировоззрения, учит принципиальности, настойчивости, научной этике. Валентин Данилович успешно совмещал научную и общественную работу: с 1964 по 1988 г. он был председателем Карельского отделения ВБО, принимал участие в подготовке и проведении экскурсий делегатов XII Международного ботанического конгресса, был членом оргкомитетов ряда всесоюзных и региональных конференций.

В. Д. Лопатин награжден орденом Отечественной войны I степени, медалью «За оборону Ленинграда» и др., является Почетным членом Ботанического общества.

Друзья и коллеги тепло и сердечно поздравляют Валентина Даниловича со славной датой и желают ему крепкого здоровья и творческих успехов на ниве ботанической науки.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. Д. ЛОПАТИНА[1]

1978. Задачи, постановка и методика биогеоценологического изучения сеяных лугов на мелиорированных болотах // Структура и динамика биогеоценозов сеяных лугов на мелиорированных торфяных почвах. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 3—10. (Совместно с Г. И. Соловьевой).

Почвенно-климатические условия биогеоценотического стационарного участка сеяного луга // Там же. С. 10—22. (Совместно с В. В. Ершовым).

1979. Биогеоценологический подход к изучению экологии нематод на естественных лугах // Принципы и методы изучения взаимоотношений между паразитическими нематодами и растениями. Тарту. С. 28—34. (Совместно с Г. И. Соловьевой).

Луга и пастбища, их рациональное использование // Охрана природы в Карелии. Петрозаводск: Карельск. кн. изд-во. С. 52—67. (Совместно с В. А. Зайковой).

1980. Некоторые вопросы методики биогеоценологического изучения лугов // Бот. журн. Т. 65. № 1. С. 91—94.

Объемный и удельный вес минеральных и торфяных почв и их взаимосвязь с рядом других свойств биогеоценозов естественных и сеяных лугов // Строение и продуктивность природных и сеяных лугов. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 77—87.

О некоторых общих вопросах болотоведения // Болота Европейского Севера. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 5—17.

1981. Некоторые теоретические вопросы болотоведения // Антропогенные изменения, охрана растительности болот и прилегающих территорий. Минск: Наука и техника. С. 217—220.

1982. Об экологических условиях жизни растений на болотах // Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 4—13.

1983. Определение понятия болото // Тез. докл. VII Делегатск. съезда ВБО. Л.: Наука. С. 149.

О самом северном местопроизрастании *Zizania latifolia* (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 68. № 4. С. 35—38.

Экологические ряды растительности болот // Структура растительности и ресурсы болот Карелии. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 5—38.

1984. Внедрение некоторых обычных луговых трав в травостой сеяных лугов и устойчивость их в своих посевах // Формирование луговых ценозов на мелиорированных землях. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 29—45.

Использование метода определения относительной конкурентоспособности при анализе изменения растительности лугов под воздействием удобрений // Там же. С. 4—15.

Распределение членов ВБО по специальности // Бот. журн. Т. 69. № 1. С. 1587—1589.

1985. Общие закономерности развития и распространения микрокомплексного растительного покрова // Вопр. экологии растений, болотных местообитаний и торфяных залежей. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 5—30.

---

[1] *Продолжение.* Начало списка см.: Бот. журн. 1979. Т. 64. № 2. С. 271—276.

О новом определении болота // Там же. С. 41—48.

Метод экоценотических координат при изучении лесов // Структура и динамика лесных ландшафтов Карелии. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 159—180. (Совместно с А. Д. Волковым, Т. Г. Вороновой).

Экологический подход к изучению почвенных нематод // Принципы и методы экологической фитоценологии. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 42—50.

1986. О методике полевого изучения биогеоценозов // Продуктивность сенокосов и пастбищ. Новосибирск: Наука. С. 65—71.

О новой трактовке определения болота // Экология. № 1. С. 70—72.

Опыт использования координат в биогеоценологических исследованиях // Общие проблемы биогеоценологии. Тез. докл. М. Вып. 1. С. 126.

(Рец.) Н. И. Пьявченко. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. Л.: Наука, 1985. 186 с. // Почвоведение. № 6. С. 116—117.

1987. (Рец.) Ю. С. Прозоров. Закономерности развития, классификация и использование болотных биогеоценозов. М.: Наука, 1985. 209 с. // Бот. журн. Т. 72. № 9. С. 1275—1278.

(Рец.) Н. И. Пьявченко. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. Л.: Наука, 1985. 186 с. // Бот. журн. Т. 72. № 8. С. 1275—1278.

1988. Закономерности формирования луговых ценозов в процессе сингенеза // Бот. журн. Т. 73. № 3. С. 391—400.

О методике полевого изучения биогеоценоза и анализа полученных данных // Экология. № 1. С. 23—28.

О методике полевого изучения биогеоценоза и анализа полученных данных // Информационные проблемы биосферы. М.: Наука. С. 125—135.

Опыт применения метода экоценотических координат на материалах изучения заболоченных лесов // Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 72—78.

1989. Некоторые закономерности развития лугов и длительное использование сенокосов Карелии // Проблемы интенсификации лугопастбищного хозяйства. М.: Изд-во ВНИИ кормов. С. 53—61.

О генетическом принципе классификации растительности // Бот. журн. Т. 74. № 8. С. 1176—1179.

1991. (Рец.) Л. И. Номоконов. Общая биогеоценология. Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 1989. 466 с. // Бот. журн. Т. 76. № 10. С. 119—121.

1993. Типы режимов увлажнения почвы и их общеэкологическое значение // Экология. № 2. С. 82—85.

СПИСОК КНИГ, ВЫШЕДШИХ ПОД РЕДАКЦИЕЙ В. Д. ЛОПАТИНА

Власов С. Т. Леса Сахалина. Справочные материалы. Южно-Сахалинск: Южно-Сахалинск. кн. изд-во, 1959. 108 с.

Никитин Г. И. Дикорастущие плодово-ягодные растения Сахалина и Курил. Южно-Сахалинск: Южно-Сахалинск. кн. изд-во, 1957. 103 с.

Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Карелия, 1971. 207 с.

Ресурсы ягодных и лекарственных растений и методы их изучения. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1975. 160 с. (Совместно с Н. М. Щербаковым).

Биологические проблемы Севера. VII Симп. Ботаника (Тез. докл.). Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1976. 283 с. (Совместно с Г. А. Елиной).

Закономерности развития и взаимосвязи луговых биогеоценозов. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1977. 168 с.

Структура и динамика биогеоценозов сеяных лугов на мелиорированных торфяных почвах. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1978. 135 с.

Почвенно-биологические факторы продуктивности сеяных лугов на торфяных почвах. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1979. 165 с.

Экология, продуктивность и биохимический состав лекарственных и ягодных растений лесов и болот Карелии. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1979. 167 с. (Совместно с Н. М. Щербаковым).

Болота Европейского Севера СССР. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1980. 237 с.

Строение и продуктивность природных и сеяных лугов. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1980. 168 с.

Продуктивность торфяных почв под луговыми агроценозами. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1981. 144 с.

Козлов Л. Г., Михкиев А. И., Синькевич Е. И. Луговые агроценозы на мелиорированных землях. Л.: Наука, 1982. 180 с.

Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1982. 208 с.

Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1982. 190 с. (Совместно с В. Ф. Юдиной).

Структура растительности и ресурсы болот Карелии. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1983. 177 с. (Совместно с В. Ф. Юдиной).

Формирование луговых агроценозов на мелиорированных землях. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1984. 144 с. (Совместно с А. И. Михкиевым).

Вопросы экологии растений болот, болотных местообитаний и торфяных залежей. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1985. 190 с. (Совместно с В. Ф. Юдиной).

Синькевич Е. И. Пути регулирования плодородия освоенных торфяных почв Европейского Севера. Л.: Наука, 1985. 287 с.

В. Ф. Юдина, З. М. Вахрамеева, П. Н. Токарев, Т. А. Максимова. Клюква в Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1986. 204 с.

Елина Г. А. Многоликие болота. Л.: Наука, 1987. 191 с.

Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1988. 206 с.

Юдина В. Ф., Н. П. Холопцева, Л. А. Либман. Полезные растения Карелии. Л.: Наука, 1988. 280 с.

Принципы и методы рационального использования дикорастущих полезных растений. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1989. 167 с.

В. Ф. Юдина, Г. А. Елина

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 30 VI 1993

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 582.736

© 1994

3-я МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО БОБОВЫМ «ЭВОЛЮЦИЯ *LEGUMINOSAE*». ОБЗОР СТЕНДОВЫХ ДОКЛАДОВ

A. K. SYTIN. 3rd INTERNATIONAL LEGUME CONFERENCE «EVOLUTION OF THE *LEGUMINOSAE*». THE REVIEW OF POSTER SESSION

На Конференции, проходившей 12—17 VII 1992 в Kew Gardens, было представлено 111 стендовых докладов из 27 стран: Великобритании (25), США (17), Индии (12), Бразилии (9), России (6), Аргентины (5), Мексики, Нидерландов, ЮАР (по 4), Китая (3), Египта (2), Австралии, Алжира, Бангладеш, Бельгии, Венесуэлы, Дании, Германии, Израиля, Канады, Нигера, Польши, Сейшельских о-вов, Танзании, Филиппин, Франции, Японии (по 1 докладу). Некоторые из сообщений были сделаны группой авторов из разных стран. Резюме всех докладов опубликованы (Evolution..., 1992).

В нашем обзоре краткие рефераты докладов сгруппированы в порядке, соответствующем расположению триб в сводке «Advances in Legume Sistematics» (1981); наиболее общие темы освещены в конце обзора.[1]

Caesalpinieae.

J. L. Contreras Jimenez (Мексика) обосновывает самостоятельность рода *Brasilettia*, выделенного из *Caesalpinia*, используя кариологические данные, морфологические признаки цветка и проростков. **P. Rudal, G. Myers, G. P. Lewis** (Великобритания) выявили три типа флоральных секреторных структур, адаптированных к опылителям и ценных для диагностики видов рода *Caesalpinia*. **G. C. Kite, G. P. Lewis** (Великобритания) на основе хемотаксономического анализа небелковых аминокислот установили существование трех близкородственных групп в этом роде.

Cassieae.

T. Naisbitt (ЮАР), исследуя типы инфекционных нитей, образованных азотфиксирующими бактериями в клубеньках растений рода *Chamaecrista*, подтвердил переходный характер рода в системе трибы.

---

[1] Так как автор отчета является систематиком, он выбрал (не без длительных колебаний) в качестве основополагающего принципа расположение докладов по трибам, вынеся наиболее общие темы в особый раздел. Список докладов велик, поэтому реально выполнимой задачей являлась чисто информативная. Было бы целесообразно посвятить особую статью обзору докладов о макромолекулярных методах в систематике бобовых или применению кладистических программ, но это особые темы, требующие совершенно иной глубины раскрытия и специального знакомства с предметом. По этой же причине из обзора выпали доклады, посвященные разделу, называемому «Nodulation», или изучению микросимбиотических связей бобовых — клубеньков на корешках.

Cercideae.

J. Ballenger (США), исследовав энзимы в 43 североамериканских популяциях рода *Cercis*, пришел к выводу о существовании всего 3 видов вместо сомнительных 14.

Detarieae.

B. B. Klitgaard (Дания) нашла значительные различия в форме пыльцевых зерен и скульптуре экзины у близких неотропических родов *Brownea*, опыляемого колибри, и *Browneopsis*, опыляемого бабочками или летучими мышами.

Amherstieae.

F. J. Breteler (Нидерланды) пришел к выводу об искусственности различения триб, согласно которому растения, обладающие створчатыми в почкосложении прицветниками, относят к *Amherstieae*, а с черепитчатыми прицветниками — к *Detarieae*. Показан переходный характер этих признаков. Группа в целом признается полифилетичной.

Mimosoideae.

M. A. Cacavari (Аргентина) идентифицировала ископаемую пыльцу 10 родов мимозовых от мела (*Mimoseae* s. l.) и эоцена (*Albizia*) до плиоцена. **A. L. Mesquita** (Бразилия) произвел таксономическую ревизию небольшого неотропического рода *Enterolobium*; очаг наибольшего полиморфизма его приходится на Амазонию. **J. Chamberlain** (Великобритания) изучила запасные белки семян у 14 видов маленького рода *Leucaena*. На дендрограмме выявлены таксономическая иерархия на межвидовом уровне и значительный полиморфизм — на внутривидовом. Данными анализа ядерной рибосомальной ДНК и хлоропластной ДНК в том же роде *Leucaena*, проведенного **S. A. Harris, R. Ingram, R. I. Abbott** (Великобритания), подтверждена обоснованность выявленных традиционными методами таксонов, в том числе подвидового ранга. **I. Cabral, P. Jacoby** (США), изучив условия прорастания семян *Prosopis glandulosa*, сомневаются в необходимой скарификации семян этого растения животными, так как семенная кожура обычно разрушается грибами. **W. E. Bell** и др. (ЮАР) показали, что прорастанию семян *Dichrostachys cinerea* — нежелательного вселенца в саванны Южной Африки — способствуют грибы и бактерии. В то же время яркий солнечный свет губителен для проростков.

Acacieae.

J. Playford, R. Appels (Австралия), **B. Baum** (Канада) впервые изучили последовательности 5S ДНК для видов рода *Acacia*. Выяснилось, что австралийские виды подрода *Phyllodineae* представляют собой обособленную от 2 других подродов (*Aculeiferum* и *Acacia*) группу; подтвердилась и обособленность вида *Faidherbia albida*, некогда выделенного из рода *Acacia*. **J. Kenrick, R. B. Knox** (Австралия) исследовали возможность скрещивания у 6 видов австралийских акаций в природе и в эксперименте. Акации почти не гибридизируют в природе. Самоопыление возможно, но семена при этом часто недоразвиты. Существование перекрестноопыляющихся популяций способствует сохранению вида во флуктуирующей среде контрастного австралийского климата. **C. C. Evans, A. J. Shah, M. W. Adlard, M. L. Rico** (Великобритания) исследовали небелковые аминокислоты в семенах неотропических акаций; приводится филогенетическая интерпретация биохимических данных.

Ingeae.

S. Maumont (США) на основании изучения ДНК хлоропластов выяснил филогенетические отношения между трибами *Acacieae* и *Ingeae*, а также степень дивергенции между составляющими их родами, которая оказалась весьма высокой. **T. C. Morton, J. T. Romeo** (США) высказали предположение, что аминокислоты могут являться потенциальными маркерами в роде *Inga*. Ими обнаружены иминоацид пипеколин и 12 его дериватных структур. Разнообразие стереоизомеров имеет значение для систематики; так, в частности, подтвердились положение рода *Calliandra* в системе родственных связей и справедливость выделения из него рода *Zapoteca*. Оказалось, что иминоациды обладают умеренным инсектицидным и фунгицидным действием, а также оказывают аллелопатическое влияние. **M. L. Rico** (Великобритания) выполнила кладистический анализ родов трибы *Ingeae*, используя признаки семян и проростков.

Papilionoideae.

Г. П. Яковлев (Россия) предложил использовать для филогенетического изображения подсемейства бобовых филетические иерархические единицы, не имеющие таксономического ранга: союз, комплекс и линию, объединяющие трибы наиболее близкого родства. Предложено деление подсемейства на три союза — софороидный, генистоидный и милеттиоидный. Все трибы подсемейства распределены между этими союзами. Обособленность *Swartzieae* указывает на изолированный архаический характер этой линии.

Swartzieae.

P. S. Herendeen (США), используя кладистический анализ, реконструировал филогению *Swartzieae*, примитивнейшей из триб *Papilionoideae*; обсуждаются ее связи с *Sophoreae*, взаимоположение родов, по-видимому, дивергировавших в среднем эоцене. Этим периодом датирована находка рода *Swartzia* на юго-востоке Северной Америки.

Sophoreae.

A. Beaumont, C. H. Stirton (ЮАР) предприняли таксономическую ревизию рода *Calpurnia*. **J. M., E. K. James, T. Naisbitt** (ЮАР) показали значительное разнообразие структур бактериальных клубеньков у растений из трибы *Sophoreae*, как типичных для *Papilionoideae*, так и примитивных, характерных для *Caesalpinioideae*.

Dalbergieae.

Систематике и биологии неотропического рода *Machaerium* посвящено исследование **C. V. Mendonca** (Бразилия). Исследовавший этот же небольшой лесной род **T. Pennington** (Великобритания) обнаружил очаг полиморфизма в восточной Бразилии. Однако уровень морфологического разнообразия рода превышает степень дивергенции его на молекулярном уровне, о чем свидетельствует анализ ДНК хлоропластов. **H. C. de Lima, V. F. Goncalves** (Бразилия), изучая прорастание семян в том же роде *Machaerium*, отметили высокую экологическую пластичность проростков. Выявлены их основные биоморфологические модели и предложены эволюционные гипотезы о надземном и подземном прорастании семян.

Tephrosieae.

J. Ridder-Numan (Нидерланды) представила кладистическую программу HENNIG-86, в которой отражена картина биогеографического распространения восточноазиатских родов *Spatholobus*, *Butea* и *Kunstleria*. **A. Schott** (Нидерланды), используя ту же программу, пришла к заключению, что род *Imbralyx* следует объединить с родом *Fordia*, а с помощью программы CAFCA предложила два биогеографических сценария видообразования в этом роде.

Robinieae.

M. Hossaert-McKey (Франция), **D. McKey** (США) изучили биологию прорастания и динамику популяции многолетнего вида *Sesbania drummondii* и однолетнего *S. vesicaria*. Семена обоих видов обладают вынужденным периодом покоя благодаря прочности семенной кожуры.

Desmodieae.

T. Nemoto, H. Ohashi (Япония) на основании изучения морфология цветка и онтогенеза соцветий установили близость между родами *Lespedeza* и *Kummerovia* и обособленность рода *Campylotropis*; анализ хлоропластной ДНК подтвердил их таксономические выводы. **S. Pokle** (Индия) попытался дискриминировать внутриродовую структуру рода *Alysicarpus*, используя микроморфологические, цитологические и фитохимические признаки.

Phaseoleae.

P. Munyenyembe (Танзания), используя данные морфологии, палинологии, биологии опыления, цитологии и биохимии, с помощью кладистического анализа обосновал положение рода *Dolichos* в системе и установил ряд внутриродовых категорий. **S. Ignacimuthu** (Индия) исследовал влияние гамма-излучения на геном дикорастущих и культурных представителей рода *Vigna*. Изучались содержание ДНК на диплоидный геном (2С DNA value), общее количество ДНК и РНК, нарушения в хромосомах. В отличие от культивируемых растений дикие растения *Vigna sublobata*, обладающие более низкими значениями вышеупомянутых показателей, оказались более устойчивыми к радиации. Автор полагает, что последовательность амплификаций, транслокации, делеции, структурные перестройки хромосом ответственны за изменения избыточности ДНК у эукариот. **P. Mercado, A. Delgado** (Мексика), изучая кариологию некоторых мексиканских видов *Phaseolus* и *Vigna*, выяснили морфологию и числа хромосом: 2n = 18, 20 и 22. Этими данными, по мнению исследователей, подтверждается ранее установленное основное число — n = 11; при этом анеуплоидия играет существенную роль в трансформации кариотипа. **S. Bhatt, K. S. Rao, C. R. Babu** (Индия) методом спектрального анализа установили видоспецифичность нативной ДНК для 5 видов *Vigna*; приведены соображения о степени родства между видами на основании анализа нуклеотидных последовательностей. **J. Przybylska** (Польша), сравнивая состав альбуминов, выявленных методом электрофореза, выяснила, что *Phaseolus* обладает значительно бо́льшим разнообразием на межвидовом уровне и внутривидовым полиморфизмом альбуминов, чем род *Vigna*. **R. S. Pasquet** (Нигер) на основе анализа образцов живой коллекции дикорастущего вида *Vigna unguiculata* (cowpea) показал все же значительный полиморфизм этого вида, включающего в себя географические, экологические и биоморфологические группы. **V. S. Standifer, S. C. Tucker, W. J. Blackmon** (США), исследовав образцы *Apios americana* (древнего пищевого растения (groundnut), клубни которого употреблялись в пищу аборигенами востока Северной Америки) из археологических раскопок, датируемые 3500 лет до н. э., сделали вывод, что чечевички, слизистые клетки и элементы ксилемы после фоссилизации становятся надежными маркерами для идентификации. **D. Potter** (Республика Сейшельские о-ва) на основе анализа дикорастущих и культивируемых растений *Sphenostylis stenocarpa* (локальной пищевой культуры, возделываемой ради семян и клубней коренными жителями западной и центральной Африки) выявил уровень генетического разнообразия этого вида. Привлекая лингвистические данные, автор выдвинул гипотезу о двух независимых центрах доместикации. **M. Sousa-Pena, A. Wong, A. Delgado** (Мексика) изучили репродуктивные отношения между дикорастущими и культивируемыми в разных районах Мексики растениями Phaseolus coccineum-комплекса. Выявлены устойчивые репродуктивные барьеры, способствующие изоляции популяций, а также случаи гибридизации, приводящие к дичанию культивируемых сортов. **A. Sailan, N. Haq** (Великобритания) предложили путем культуры зародыша избежать трудностей, возникающих при гибридизации дикорастущих видов *Vigna* и возделываемых сортов. **T. Vanderborght** (Бельгия) сообщил, что Национальный ботанический сад Бельгии начал в 1988 г. долгосрочную программу консервации коллекции семян дикорастущих *Phaseoleae—Phaseolinae*. Наиболее богато представлены в коллекции роды *Phaseolus* (29 видов) и *Vigna* (52 вида). Для хранения семян используется режим криоконсервации (—20 °С и 5% влажности). **L. J. G. van der Maesen** (Нидерланды) исследовал таксономию рода *Dunbartia*; некоторые виды этого рода могут быть пригодны для скрещивания с *Cajanus cajan* — широко культивируемым в восточной Африке голубиным горохом. **M. A. Agullo** и др. (Аргентина) наблюдали механизмы опыления у 8 видов *Vigna* и 1 вида *Macroptilium*: наиболее специализирован механизм, действующий по принципу «спускового крючка»; наиболее примитивен взрывной механизм (*Vigna luteola*), эффективность которого оплачивается ценой значительного обилия пыльцы. **H. F. Hopkins** (Великобритания) исследовала адаптивную реакцию рода *Mucuna* из Новой Гвинеи, замечательного своим разнообразием цветков, различающихся окраской, цветом, запахом, размерами и текстурой. Также разнообразны и соцветия. Многообразию форм и способов опыления соответствует богатый набор цветковых визитеров — насекомых, птиц, летучих мышей и опоссумов.

Galegeae.

Т. В. Кузнецова (Россия) исследовала морфологию соцветия в роде *Astragalus* и на основе 5 структурных параметров получила «пространство логических возможностей», образованное 48 теоретически возможными комбинациями, 37 из них реально существуют в природе. **R. N. Gohil, M. Ashraf** (Индия) отметили, что, хотя изучено не более 30% видов гигантского рода *Astragalus*, можно предположить, что полиплоидия не играет существенной роли в его эволюции (полиплоидные виды составляют 6.55%). Разнообразный спектр основных чисел (x = 6; 8; от 11 до 15), а также высокая степень изменчивости кариотипов как на межвидовом, так и на внутривидовом уровнях позволяют предположить важную роль структурных перестроек генома в дифференциации астрагалов. **А. К. Сытин** (Россия) высказал предположение, что биологическое разнообразие рода *Astragalus* стабилизируется ценотическими взаимодействиями. Немногие лесные виды близки к анцестральному типу. В сообществах с менее жесткими связями (степи, аридные редколесья) видообразование аллопатрическое, эволюция градуальная, сохраняется преемственность филетической линии. В открытых сообществах и с усилением аридного стресса преимущество на стороне r-стратегов, видообразование может быть симпатрическим, эволюция квантирована, отмечаются уникальные новообразования (бобы однолетних астрагалов). **A. Liston** (США) сообщил об использовании реакции цепи полимеразы, для того чтобы распознавать утрату инвертных повторов в геноме хлоропластов некоторых родов трибы *Galegeae*.

Loteae.

A. K. Pandly (Индия), изучив семенную кожуру ряда родов *Papilionoideae*, предположил, что *Loteae* ближе к *Coronilleae*, чем к *Hedysareae*. **A. M. Arambarri** (Аргентина) установила различия между родами *Microlotus* (поверхность семенной кожуры усеяна закругленными сосочками, раздвоенное микропиле и наличие сосудистых пучков) и *Simpeteria* (разнообразие скульптуры семенной кожуры, дельтавидное или линейно-дельтавидное микропиле и отсутствие проводящих пучков). **P. R. Beuselinck, R. L. McGraw** (США) обнаружили частичную несовместимость между 2 популяциями *Lotus* *corniculatus*, различавшимися длиной бобов и числом семян. Однако предполагаемые различия репродуктивных параметров (размеры пыльцы, столбика и рыльца) не были установлены. Механизмы оплодотворения также оказались лабильными. По-видимому, возникновение барьера несовместимости связано с постзиготическими механизмами. **T. R. Carron** и др. (Великобритания) удалось синтезировать ответственный за накопление танинов ген, который был интродуцирован в корень *Lotus corniculatus* с помощью Agrobacterium rhizogenes.

Vicieae.

N. Maxted (Великобритания) предпринял ревизию подрода *Vicia*, использовав феноморфологические, экогеографические и цитотаксономические данные. Система подрода включает в себя 9 секций, 9 серий, 38 видов, 14 подвидов и 22 разновидности. **M. A. Callimassia, M. D. Bennett** (Великобритания), изучив цитотаксономию восточносредиземноморских видов *Vicia*, согласились с системой, предложенной N. Maxted; в частности, подтвердилось изолированное положение *V. faba* с характерными для этого вида акроцентрическими хромосомами и большим количеством ДНК. При исследовании агрегатного вида *V. sativa* s. l. установлены значительные различия между его членами по количеству ДНК и числам хромосом (2n = 10, 12 и 14), а также существование ряда репродуктивных барьеров. **M. S. Bisht** (Индия), также изучая кариотипы *Vicia*, обратил особое внимание на хромосомы, связанные с ядрышковым организатором клетки (nucleolar chromosomes). Эти хромосомы представлены 1 или (реже) 2 парами в дополнение к диплоидному набору. Морфологические типы хромосом группируются в 17 групп. **L. Ruijun** и др. (Китай), исследовав кариотипы у 22 китайских видов *Vicia*, пришли к выводу, что основными числами рода *Vicia* следует считать x = 6 и 7. Выявив несколько полиплоидных кариотипов 2n = 24 и 36, авторы считают полиплоидию не менее существенным фактором эволюции рода, чем структурные перестройки хромосом. **R. Gabay, U. Plitmann** (Израиль) исследовали родственные отношения между близкими видами *Lathyrus sativus*. Содержащаяся в семенах растений этой древнейшей в восточном Средиземноморье культуры аминокислота бета-N-оксалиламино-L-аланин вызывает у людей тяжелейшее неврологическое заболевание — латиризм. Обитающие на Ближнем Востоке виды морфологически близки, однако, как показали скрещивания, генетически изолированы. Диким родичам *Lathyrus sativus* посвящена работа **J. Kearney** (Великобритания).

Trifolieae.

Ю. Р. Росков (Россия) обосновал необходимость выделения 4 самостоятельных родов в пределах группы *Trifolium* s. l. в Восточной Европе и северной Азии. В порядке дискуссии были предложены наиболее общие критерии рода в семействе бобовых.

Podalyrieae.

A. L. Schutte, B. E. Van-Wyk (ЮАР) таксономически изучили 21 вид рода *Cyclopia*, замечательный морфологическим единообразием своих цветков.

Crotalarieae.

T. J. Edwards, J. van Staden, C. H. Stirton (ЮАР) исследовали диморфизм цветков у *Lotononis*, являющийся результатом задержки развития. Вполне развитые цветки клейстогамные. В роде *Argyrolobium* части цветка сильно редуцированы, что, впрочем, не отражается на семенной продуктивности.

Genisteae.

A. Ainouche (Алжир), **A. Huon** (Франция) изучили микроморфологию семенной кожуры и запасных белков в семенах 6 дикорастущих в Алжире видов *Lupinus*. Выделены две группы — с шероховатыми и гладкими семенами. Отмечена экологическая и географическая изменчивость, свидетельствующая о внутрипопуляционных процессах дифференциации. **A. M. Planchuelo** (Аргентина) показала, что однолетние *Lupinus gibertianus* и *L. linearis* представляют собой полиморфный комплекс форм, близких к культивируемому *L. angustifolius*. **M.-T. Misset** (Франция), использовав метод электрофореза белков семян рода *Ulex* и отразив данные на дендрограмме, пришел к выводу о существовании 10 таксонов, объединяемых в две группы — атлантическо-субатлантическую и средиземноморско-субсредиземноморскую. Он подтвердил точку зрения R. M. Polhill о монофилетичности группы. **Т. В. Кузнецова** (Россия) показала, что применение метода архитектурных моделей соцветия, а именно положения флоральной зоны на элементарном побеге и расположения прицветников способствует решению спорных таксономических вопросов в роде *Chamaecytisus*.

В заключение приводим несколько сообщений, посвященных исследованию семейства бобовых в целом.

M. M. Ahmedullah, N. M. Nayar (Индия) осветили вопросы, связанные с особенностями эндемизма и разнообразия бобовых Южной Азии. Около 20% всех видов считаются узкими эндемиками. Наиболее архаические палеоэндемики *Archidendron, Gleditsia, Dialium, Cynometra* и др. приурочены к древнейшим территориям п-ова Индостан, о-ва Шри-Ланка, тогда как более прогрессивные роды, включающие в себя значительный процент неоэндемиков (*Astragalus, Campylotropis, Caragana, Crotalaria*), тяготеют к геологически более поздним Гималаям. Возможно, экономически важный род *Cajanus* происходит из Индии. **R. S. Rao** (Индия) отметил роль бобовых в восстановлении нарушенных ландшафтов в Гималаях. **J. Ma** (Китай) проанализировал состав китайских *Papilionoideae* и привел статистические данные о распространении их по провинциям; наиболее богаты видами оказались роды *Astragalus* (300) и *Oxytropis* (100 видов). **E. Forero** (США), **S. T. S. Miotto, H. C. de Lima, M. P. M. de Lima** (Бразилия) представили начатую в 1987 г. программу изучения биоразнообразия бобовых Бразилии, наиболее флористически богатой страны, общее число видов в которой составляет около 60 тыс., из них 3 тыс. — бобовые. Программа по сохранению и использованию ценных видов (*Arachis, Adesmia, Centrosema* и др.) выполняется с 1975 г.

J. Zarucchi (США), **R. M. Polhill, F. A. Bisby** (Великобритания) сообщили о международной базе данных и информационной службе по бобовым (ILDIS) — компьютерной информационной системе, отражающей мировое биоразнообразие семейства бобовых и в настоящее время включающей в себя данные о 16 тыс. видов, предназначенные для широкого круга пользователей. **B. Allkin, P. Winfield** (Великобритания) представили разработанную ими систему программ ALICE, обслуживающую ILDIS. Она состоит из двух фаз, рассчитанных на длительную перспективу развития проекта и его совершенствование. Достоинством программы для таксономистов является ее совместимость с другими биологическими программами (DELTA) и базами данных (Brahms и Tropicos). **J. Buckingham, F. A. Bisby** и др. (Великобритания) известили о том, что издательство Chapman and Hall Scientific Data Division (C & H) опубликует совместно с ILDIS в 1993 г. «Phytochemical dictionary of the *Leguminosae*». **S. S. Jha, S. Kumar** (Индия) информировали о созданной ими базе данных коллекции семян и коллекторов растений. **J. H. Kirkbride, C. R. Gunn, C. A. Ritchie** (США) сообщили о программе, адаптированной для персональных компьютеров и предназначенной для определения родов триб *Caesalpinioideae* и *Mimosoideae* по семенам и плодам.

С. Ф. Пономаренко (Россия) на основании изучения семян 360 видов показала структурную эволюцию семенной кожуры, эндосперма и зародыша.

Основным изменением в процессе исторического развития подверглась семенная кожура, для которой выявлены три эволюционных уровня. Установлены происхождение светлой линии в эпидерме семенной кожуры, а также присутствие эндосперма в семенах большинства видов. **J. B. Dickie, R. D. Smith** (Великобритания) сообщили о консервации ex situ бобовых, проводимой в семенном банке Kew Gardens.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Advances in Legume Systematics. Pt 1 / Ed. by R. M. Polhill, P. H. Raven. Kew, 1981. 426 p. — *Evolution* of the *Leguminosae.* Third International Legume Conference. Poster Sessions Abstracts. Kew, 1992. 68 p.

А. К. Сытин

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 XII 1992

CONTENTS

Page

Kurkin K. A. The criteria, factors, types and mechanisms of phytocoenose resistance 3
Pospelova E. B. Flora of the north part of the Logaty river basin, Central Taimyr 14
Petrovsky V. V., Plieva T. V. On the flora of the Yukagir Plateau (West Chukotka) 25
Yurtsev B. A., Katenin A. E., Rezvanova G. S. Three local floras of carbonate landscapes in the north-eastern part of the Chukotka peninsula 34
Katrushenko I. V., Starostina K. F. Dominating canopy of spruce community as photosynthetic system 47
Elina G. A., Filimonova L. V., Kuznetsov O. L., Lukashov A. D., Stoikina N. V., Arslanov Kh. A., Tertichnaya T. B. The relationships between paleohydrology, mire vegetation dynamics and peat accumulation 53

COMMUNICATIONS 70

Gusakovskaya M. A., Mokhamad Ali Najar. Gynogenesis in cultured of ovaries and ovules of *Triticum aestivum* L. (*Poaceae*) 70
Dimitriev A. V., Abramov N. V., Mininzon I. L., Papchenkov V. G., Puzirev A. N., Rakov N. S., Silaeva T. B. On the distribution of *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) in the Volga-Kama region 79
Kuznetsova M. G., Berkutenko A. N. Flora and vegetation of the Spafarjev Island (the Okhotsk sea) 84

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 96

Takhtajan A. Six new families of flowering plants 96
Golovneva L. B. A new genus *Platimelis* in the Late Cretaceous—Early Paleogene floras of the Arctic 98
Khursevich G. K., Cherniaeva G. P. A new species of the genus *Concentrodiscus* (*Bacillariophyta*) from the Miocene deposits of the Transbaical region 107
Kolakovsky A. A. The conspectus of the system of the Old World *Campanulaceae* 109

FLORISTIC FINDINGS 125

Abramov N. V. On the new and rare species of the Mari flora 125

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 129

Yudina V. F., Elina G. A. Valentin Danilovich Lopatin (to the 85-th anniversary of his birth) 129

CHRONICLE 135

Sytin A. K. 3rd International Legume Conference «Evolution of the *Leguminosae*». The review of poster session 135

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Куркин К. А. Критерии, факторы, типы и механизмы устойчивости фитоценозов 3
Поспелова Е. Б. Флора северной части бассейна реки Логата (Центральный Таймыр) . . 14
Петровский В. В., Плиева Т. В. О флоре Юкагирского плоскогорья (Западная Чукотка) 25
Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Резванова Г. С. Три локальные флоры карбонатных ландшафтов на северо-востоке Чукотского полуострова 34
Катрушенко И. В., Старостина К. Ф. Доминирующий полог елового сообщества как фитосинтезирующая система 47
Елина Г. А., Филимонова Л. В., Кузнецов О. Л., Лукашов А. Д., Стойкина Н. В., Арсланов Х. А., Тертичная Т. В. Влияние палеогидрологических факторов на динамику растительности болот и аккумуляцию торфа 53

СООБЩЕНИЯ 70

Гусаковская М. А., Мохамад Али Наджар. Гиногенез в культуре неоплодотворенных завязей и семяпочек пшеницы 70
Димитриев А. В., Абрамов Н. В., Мининзон И. Л., Папченков В. Г., Пузырев А. Н., Раков Н. С., Силаева Т. Б. О распространении *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) в Волжско-Камском регионе 79
Кузнецова М. Г., Беркутенко А. Н. Флора и растительность острова Спафарьева (Охотское море) 84

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 96

Тахтаджян А. Л. Шесть новых семейств цветковых растений 96
Головнёва Л. Б. Новый род *Platimelis* в позднемеловых—раннепалеогеновых флорах Арктики 98
Хурсевич Г. К., Черняева Г. П. Новый вид рода *Concentrodiscus* (*Bacillariophyta*) из миоценовых отложений Забайкалья 107
Колаковский А. А. Конспект системы семейства *Campanulaceae* Старого Света 109

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 125

Абрамов Н. В. О новых и редких видах Марийской флоры 125

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 129

Юдина В. Ф., Елина Г. А. Валентин Данилович Лопатин (к 85-летию со дня рождения) 129

ХРОНИКА 135

Сытин А. К. 3-я Международная конференция по бобовым «Эволюция *Leguminosae*». Обзор стендовых докладов 135

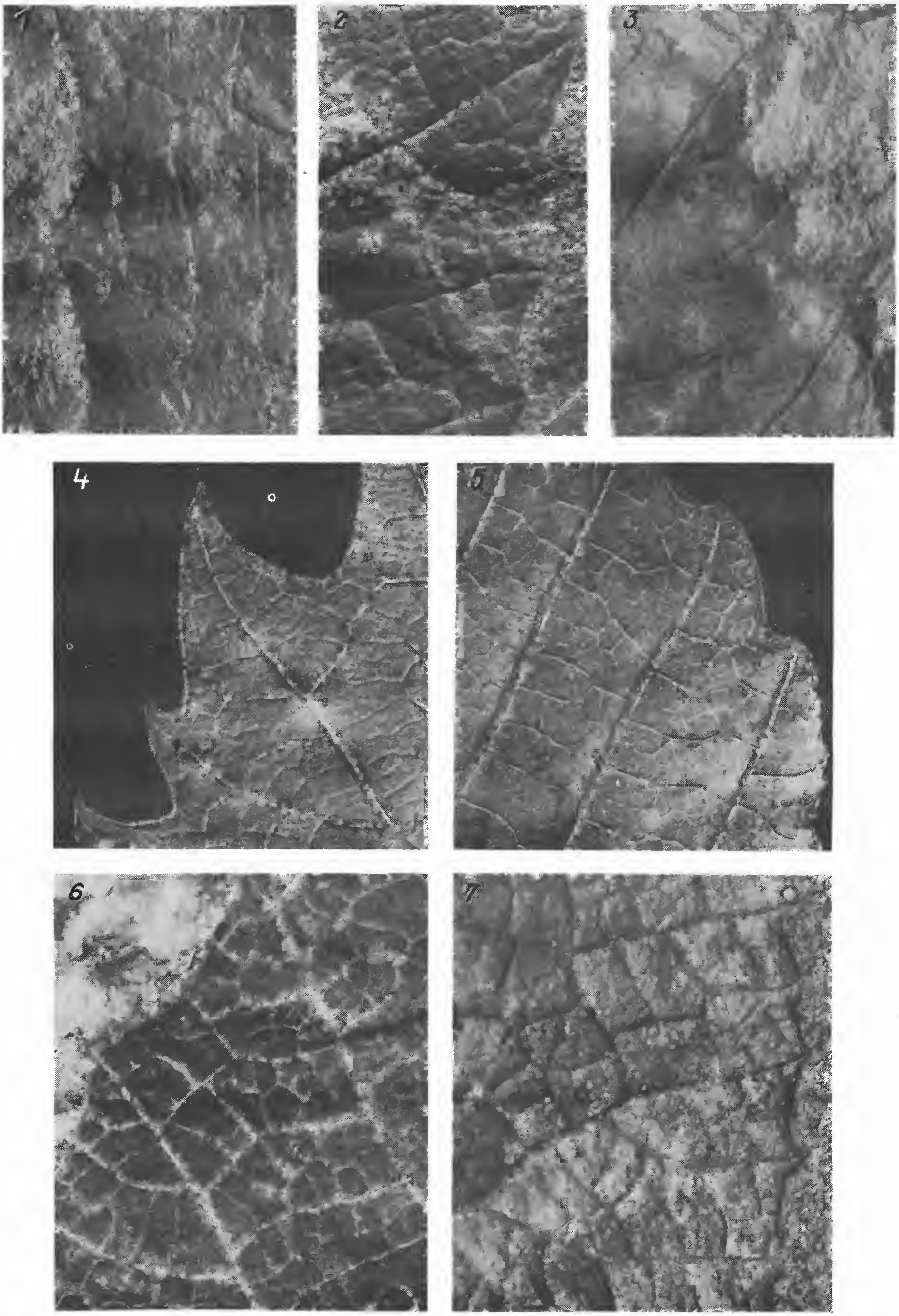


Таблица I. Строение зубцов и жилкование у края листа.

1 — *Platimelis pterospermoides*; колл. Шведского музея естественной истории, ×2.5; *2, 6, 7* — *P. platanoides* (*2* — колл. БИН РАН, № 967, обр. 914, ×1.5; *6* — колл. БИН РАН, № 1199, обр. 44а, ×2.5; *7* — то же, ×4); *3* — *P. spectabilis*; колл. Геологического музея Университета Копенгагена, обр. 6255, ×2; *4* — *Platanus occidentalis*, ×2; *5* — *Hamamelis japonica*, ×2 (*4, 5* — гербарий автора из Батумского ботанического сада).

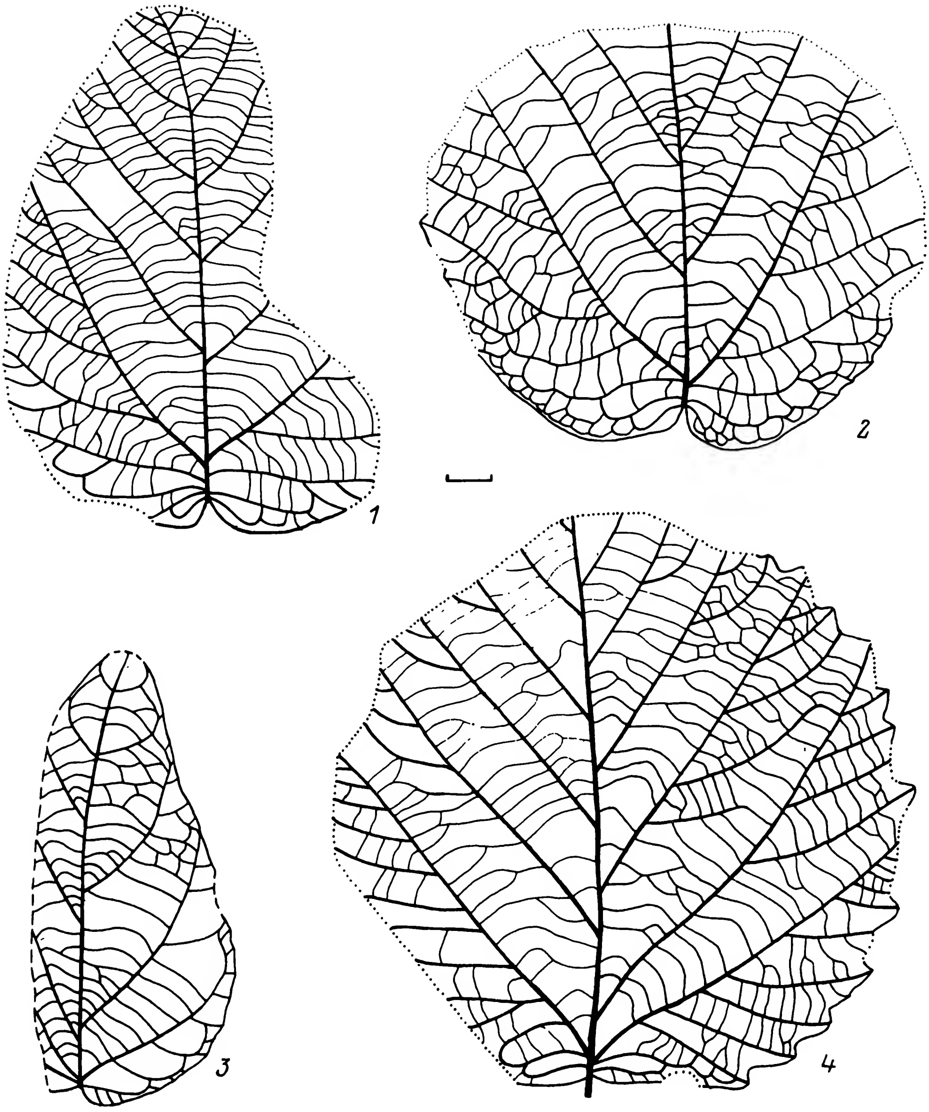


Таблица II. *Platimelis platanoides* (*1, 2, 4*); колл. БИН РАН, № 967.

Образцы: *1* — 901, *2* — 332, *4* — 330; *Grewiopsis* sp. (*3*), колл. G. Saporta, Парижский музей естественной истории. Масштабная линейка — 1 см.

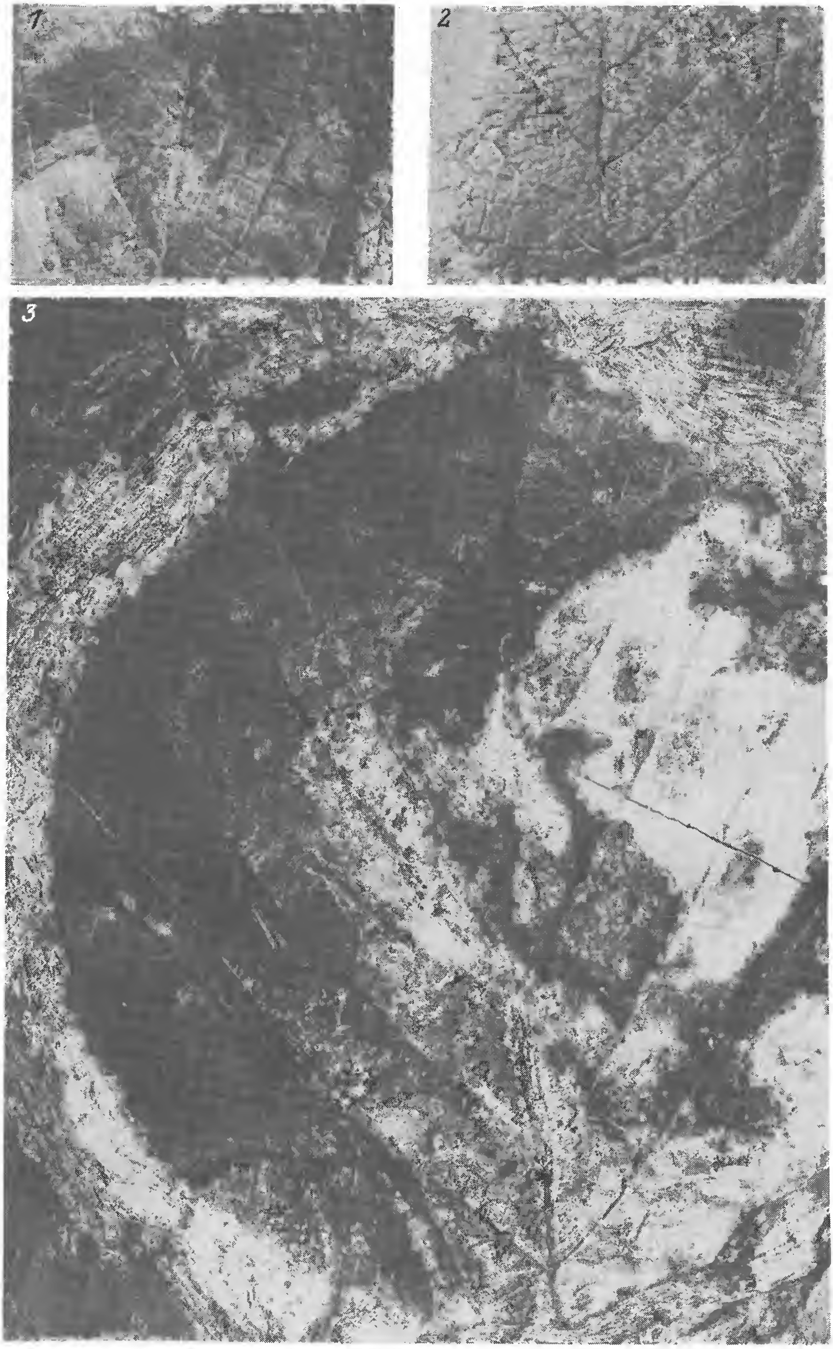


Таблица III. *Platimelis platanoides*; колл. БИН РАН, № 967.
Образцы: *1* — 336, *2* — 904, *3* — 335а, голотип.

К с. 101

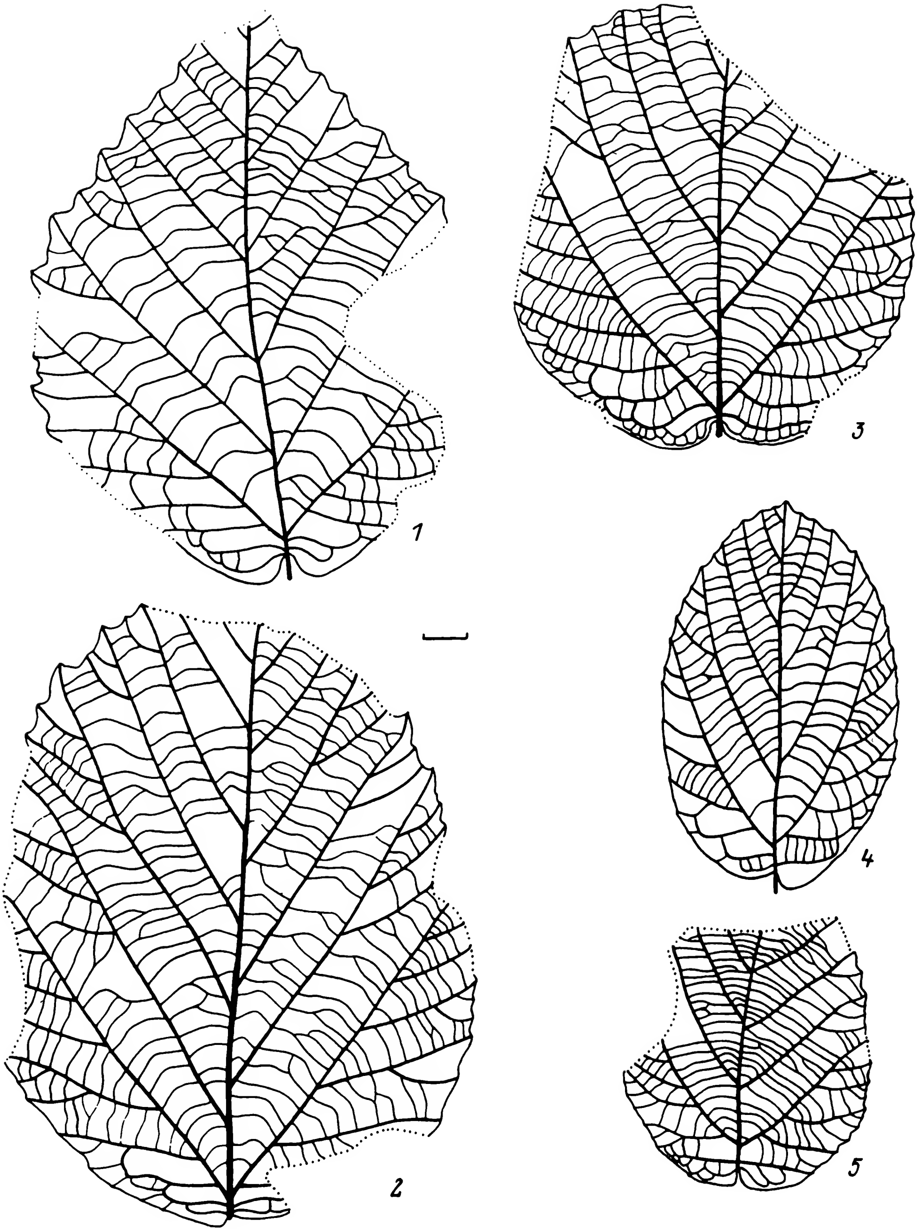


Таблица IV. *Platimelis platanoides*; колл. БИН РАН, № 967.
Образцы: *1* — 332, *2* — 326, *3* — 335б, *4* — 344г, *5* — 904. Масштабная линейка — 1 см.

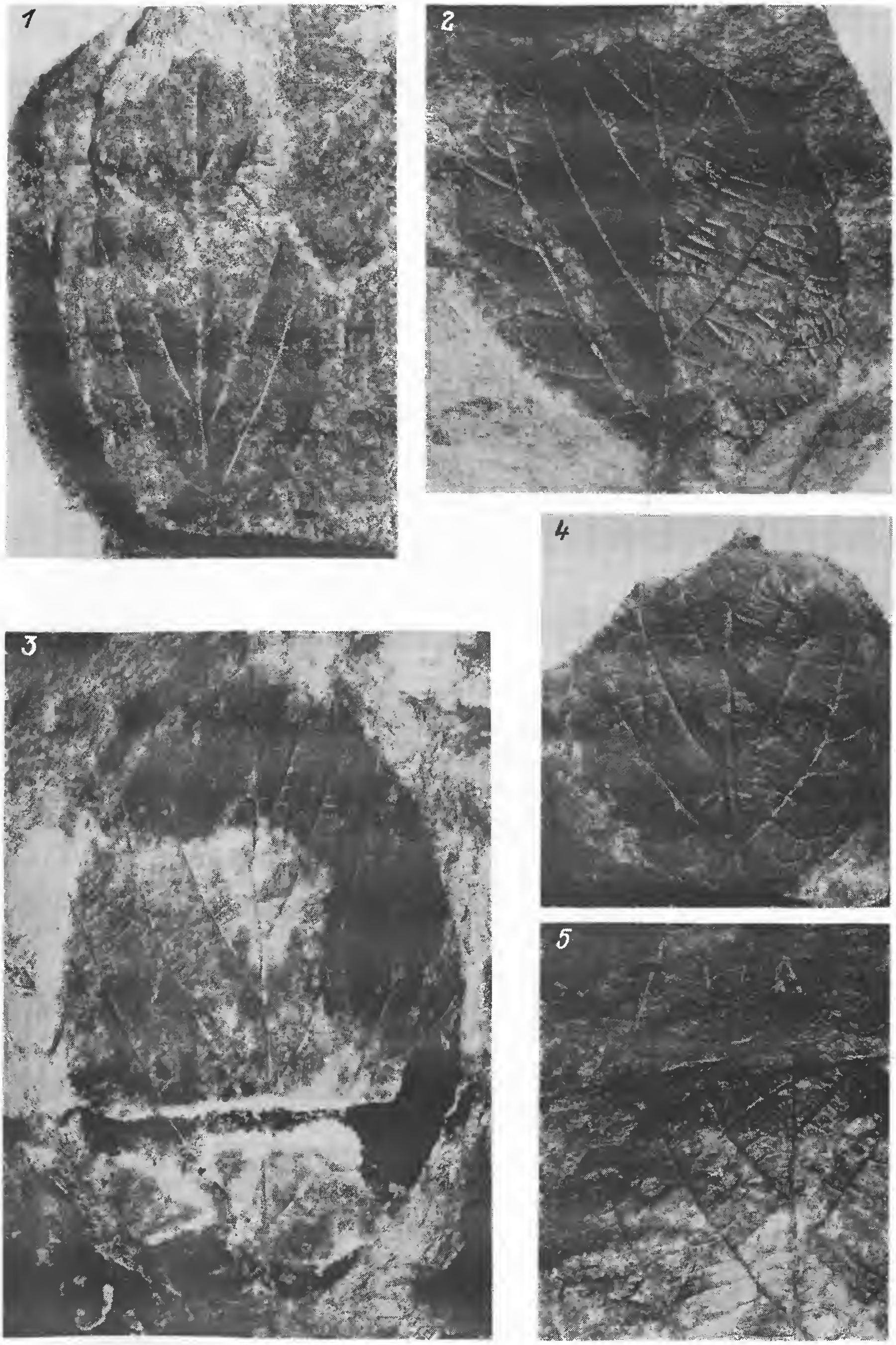


Таблица V. *Platimelis umcuvensis* (*1*), *P. platanoides* (*2—5*); колл. БИН РАН, № 967.
Образцы: *1* — 604, голотип, 2 — 321, *3* — 344г, *4* — 338, *5* — 328.

К с. 101

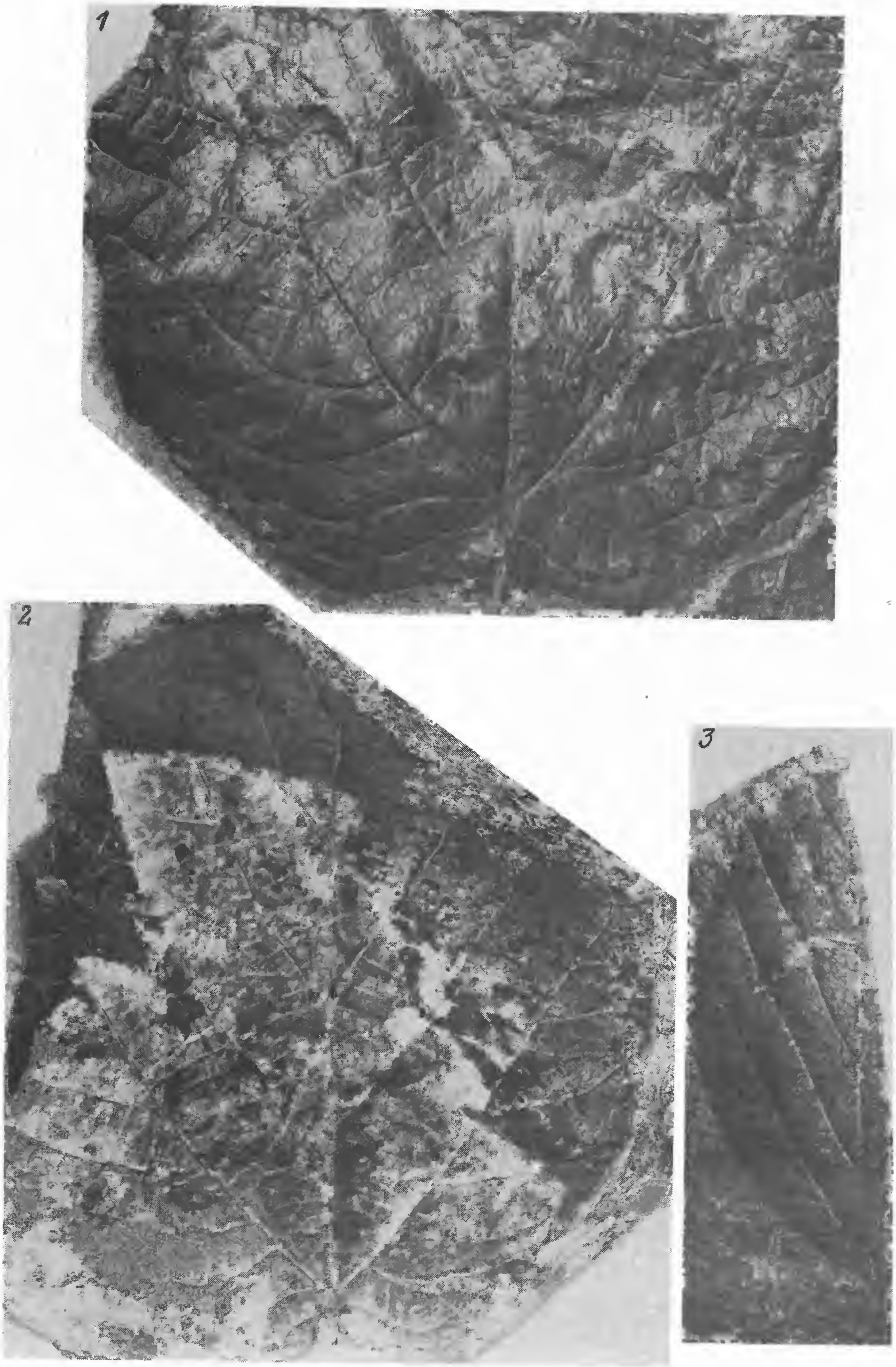


Таблица VI. *Platimelis platanoides* (*1, 2*), *P. umcuvensis* (*3*); колл. БИН РАН, № 967.
Образцы: *1* — 3356, *2* — 332, *3* — 605.

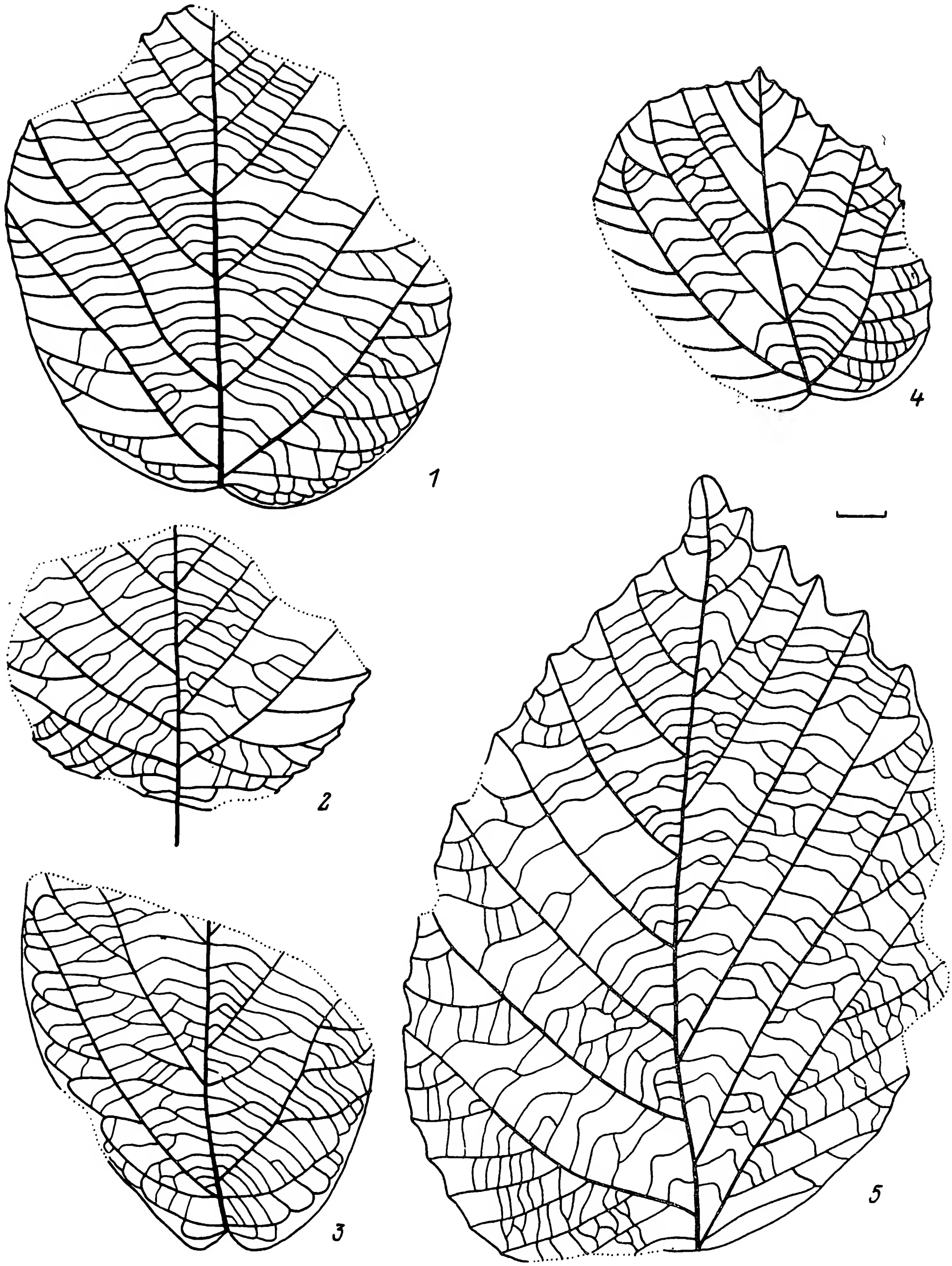
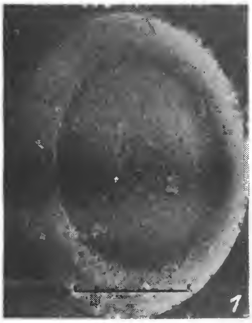
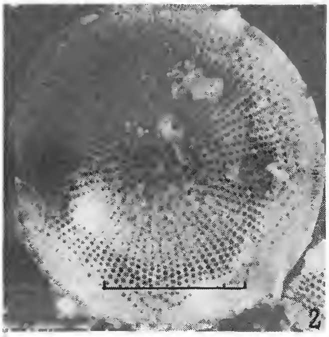
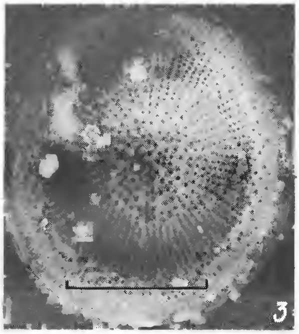


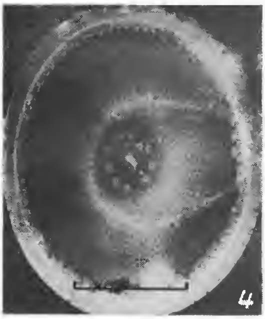
Таблица VII. *Platimelis pterospermoides* (*1, 3—5*); колл. Шведского музея естественной истории; *P. spectabilis* (*2*); колл. Геологического музея Университета Копенгагена.

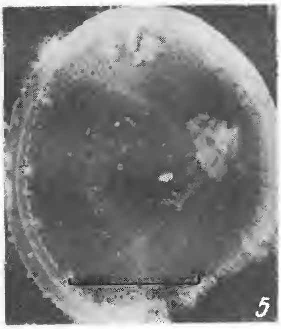
К ст. Г. К. Хурсевич и Г. П. Черняевой, с. 108

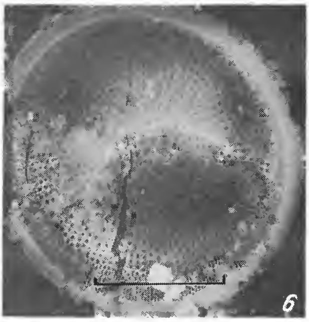


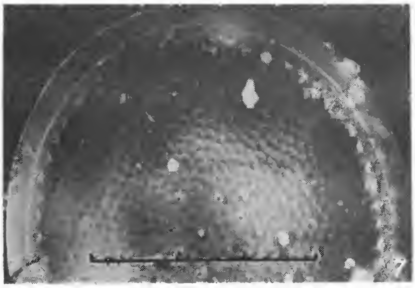


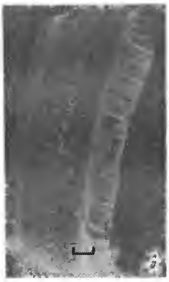


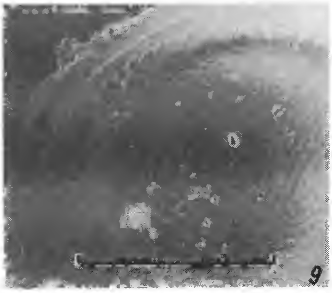


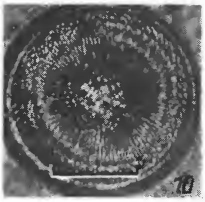


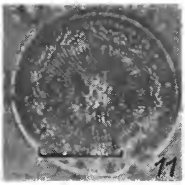


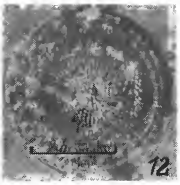












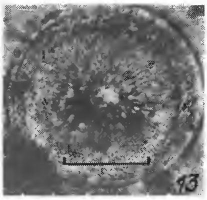


Таблица. *Concentrodiscus variabilis.*

1—3 — структура наружной поверхности створки с неодинаковой плотностью локулярных ареол на выпуклых и вогнутых участках; *4—6* — структура внутренней поверхности створки с крибрумом ареол, выростами с опорами как на лицевой части створки, так и на границе с загибом и 1 двугубым выростом в центре створки (*4*), близ центра (*5*), близ границы с загибом створки (*6*); *7* — фрагмент внутренней поверхности створки с кольцом выростов с 4 опорами недалеко от центра, краевым кольцом выростов с опорами на границе с загибом и 1 двугубым выростом в прикраевой зоне диска; *8* — фрагмент внутренней поверхности загиба створки с краевым кольцом выростов с 4 опорами и сломом через ареолы; *9* — фрагмент внутренней поверхности створки с кольцом выростов с 4 опорами близ центра, краевым кольцом выростов с опорами на границе с загибом створки и 1 двугубым выростом на середине радиуса створки; *10—13* — общий вид створки. *1—9* — СЭМ; *10—13* — СМ. Масштабная линейка: *1—7, 9—13* — 10; *8* — 1 мкм.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 1. 1—144